d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

Über die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper

von

Friedrich Czapek.

(Vorgelegt in der Sitzung am 11. Februar 1897.)

Mit dem Fortschreiten morphologischer Gliederung und der Differenzirung von verschiedenen Organen, welche bestimmte Functionen zu erfüllen haben, wird naturgemäss die Thätigkeit im Stoffwechsel bei den Zellen des Organismus immer verschiedenartiger, und es entwickeln sich mannigfaltige Wechselbeziehungen im Stoffaustausch zwischen Zellen und Zellsystemen, welche dem aus lauter gleichartigen Elementen zusammengesetzten Organismus fremd waren. Durch die Anpassung der zelligen Elemente an bestimmte Verrichtungen für den Gesammtorganismus werden diese Elemente in Abhängigkeit von Organ zu Organ gebracht und können nur dann ungestört functioniren, wenn alle Theile des Getriebes prompt ineinandergreifen und jedem Organ seitens der anderen das nothwendige Material an Baustoffen geliefert wird.

Frühzeitig auf einer relativ niederen Entwicklungsstufe im Pflanzenreich kommt eine Differenzirung von nicht kohlensäureassimilirenden, wasseraufnehmenden Organen (Wurzeln im physiologischen Sinne) und kohlensäureassimilirenden grünen Theilen zu Stande. Die Folge ist jener stetige Strom von synthetisch gebildeten Kohlehydraten, welcher sich bei allen chlorophyllführenden Pflanzen von den assimilatorisch thätigen Organen nach den Stamm- und Wurzeltheilen hinbewegt, um diese mit jenen Substanzen zu versorgen. Ein stetiges Hinströmen von Nährstoffen findet auch nach den Orten lebhaften Zuwachses, nach den Vegetationspunkten hin statt und unterhält die Thätigkeit der Stätten der Zellvermehrung. Mit diesen Erscheinungen

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biolog

hängt es zusammen, dass sich von den höheren Algen und Moosen aufwärts ein eigenes Gewebesystem ausbildete, welches die Leitung der in jenem Stoffaustausch begehrten Substanzen als Function übernahm. Durch besondere Einrichtungen, welche den höchsten Grad der Vollendung in den Leptomsträngen der Angiospermen erreichen, sind diese leitenden Elemente den Bedürfnissen einer raschen und ausgiebigen Beförderung von Baumaterial ausreichend adaptirt.

Es ist selbstverständlich, dass in den Vorgängen bei dieser Stoffleitung im Princip nichts Neues geboten wird gegenüber den Wechselbeziehungen im Stoffaustausch zwischen Nachbarzellen des Organismus überhaupt. Das Charakteristische liegt bloss in der Erleichterung der regelmässigen und etwa ausserordentlich erforderlichen Massentransporte, welche mit möglichster Schnelligkeit zu bewerkstelligen sind. Wir haben uns also mit den Modalitäten derartiger Massentransporte zu befassen, wenn wir uns mit der Klarstellung der Transportwege und der Mechanik des Transportes in den leitenden Gewebesystemen beschäftigen.

Dabei beziehen wir uns vor Allem auf das Leptom der Angiospermen, dessen hochentwickelte Differenzirung die Lösung unserer Aufgaben unterstützt.

Wenn nun auch die Stoffleitungsvorgänge im Leptom ihrer Wesenheit nach dieselben sind, wie sie zwischen Zellen nicht differenzirter, gleichartiger Gewebe stattfinden, so dienen doch ausschliesslich die Bahnen der Leptomstränge dem Stofftransport aus den Blättern in Stamm und Wurzel, aus den Reservestoffbehältern in die wachsenden Vegetationsspitzen. Sie können niemals durch Leitungsvorgänge im parenchymatischen Gewebe substituirt werden. Wie der erste Abschnitt dieser Arbeit zu zeigen haben wird, betrifft diese ausschliessliche Leitung im Leptom alle Assimilate[1] des Pflanzenkörpers, die stickstofffreien sowohl, als die stickstoffhaltigen. Es werden also auch die Kohlehydrate in den Leptomsträngen befördert, wenn sich die in den Blättern assimilirten Substanzen stamm-

[1] Ich fasse unter »Assimilaten« entgegen dem herkömmlichen botanischen Gebrauch, welcher nur eine Assimilation von Kohlehydraten kennt, alle im Pflanzenkörper synthetisch gebildeten organischen Stoffe zusammen.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

wärts bewegen. Dass aber diese Regel des ausschliesslichen Transportes der Assimilate im Leptom unter Umständen auch eine gewaltige Ausnahme erleidet, zeigt am schönsten das Aufsteigen gelöster Kohlehydrate im Trachealinhalt des Holzes, wobei selbst die Wasserbahnen zur Zuleitung von Nahrungsstoffen für die fortwachsenden Zweigspitzen in Anspruch genommen werden.[1]

I. Abschnitt.

Die gemeinsame Leitung der Kohlehydrate und stickstoffhältigen Assimilate durch bestimmte Leptomelemente.

A. Die Ableitung der Kohlehydrate aus den Blättern; Resectionsversuche an Blattstielen.

Zur Untersuchung der Frage, welche Elemente bei der Fortleitung der Kohlehydrate in Frage kommen, bieten naturgemäss die Blattstiele kräftig assimilirender Pflanzen das beste Material. Es bewegen sich durch dieselben andauernd grosse Mengen assimilirter Kohlehydrate hindurch in einer und derselben Richtung, und experimentelle Eingriffe lassen sich hier in grosser Zahl ohne Schwierigkeit anstellen. Ich trachtete nun in folgender Weise zu erfahren, ob sich die Kohlehydrate im Blattstiel im Leptom der Leitbündel oder im parenchymatischen Grundgewebe (immer oder facultativ) bewegen. Wenn das erste der Fall ist, dann muss die Fortleitungsrichtung eine unbedingt geradlinige sein, weil die Leptombahnen gerade verlaufen, und eine an einer Stelle des Stieles in den Leptombahnen einer Hälfte gesetzte Unterbrechung muss eine Sistirung der Abfuhr aus der entsprechenden Laminahälfte zur Folge haben. Bewegen sich hingegen die Kohlehydrate im Parenchym, oder kann eine derartige Fortleitung als Ersatz der Leptombahnen stattfinden, so wird nach einem solchen operativen Eingriff keine Leitungsunterbrechung in der betreffenden Blatthälfte stattfinden, weil im Parenchym ebenso gut Längs- wie

[1] A. Fischer, Bot. Ztg., 1888, S. 405 und Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 22 (1891), S. 73.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

Querleitung möglich ist, und das Blatt wird sich in allen Theilen normal seiner Assimilate entleeren. Dabei ist jedoch ein solcher Verlauf der Leptomstränge aus der Lamina und im Blattstiel vorausgesetzt, dass keine Quercommissuren, noch sonstige Anastomosen vorhanden sind. Es werden derartige Objecte von vorneherein von der Herbeiziehung zu diesen Versuchen ausgeschlossen sein.

Die Operation erfolgte in folgender Weise: Genau in der Mediane des Blattstieles wurde in verticaler Richtung ein kurzes zweischneidiges Messerchen mit sehr dünner Klinge (es dient hiezu ein sogenannter Schnäpper, wie er zum Aderlass verwendet wird) eingestochen, so dass der Blattstiel durchbohrt war. Nun wurden mit scharfem Skalpell auf einer Seite senkrecht auf die Fläche des Schnäppers zwei circa 1—2 *mm* entfernte Einschnitte gemacht, wodurch die zwischenliegende Lamelle aus der betreffenden Blattstielhälfte herausgetrennt wurde und sich entfernen liess. Wenn man die Versuche bei windstillem Wetter im Freien anstellt, so tritt niemals eine Knickung des Stieles an der operirten Stelle ein und es besitzt die übrig gelassene Stielhälfte Festigkeit genug, um nicht allzu argen mechanischen Insulten zu widerstehen, besonders da die entfernte Querscheibe nur ganz dünn ist. Wichtig für den Erfolg des Versuches ist, dass das Einstechen des breiten Messerchens genau median und vertical geschieht, damit man wirklich die einer Laminahälfte entsprechenden Leitbündel unterbricht. Würde man nicht genau vertical einstechen, so hätte man diesen Zweck nicht erreicht. Vertrocknen an der Operationsstelle war nie zu beobachten; die übrig gelassene Stielhälfte blieb stets saftig. Resectionsstelle war die obere Hälfte des Blattstiels.

Versuch I. *Vitis vinifera.* Drei kräftige Blätter eines Stockes operirt $6^h\ 30^m$ p. m. (8. Juli). Nach einer windstillen warmen Nacht wurden sie am folgenden Morgen 5^h geerntet und der Sachs'schen Jodprobe unterworfen. An Blatt 1 war an der operirten Seite in der Lamina ein schwarzblaues Netz längs der feinsten Nerven sichtbar; die andere Spreitenhälfte war vollkommen farblos. Blatt 2 war auf der operirten Seite schwärzlich, die Laminarlappen der anderen Seite viel blässer. An

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

Blatt 3 war mehr als die Hälfte des Blattstieles durch einen nicht medianen, doch verticalen Einstich resecirt worden. Die operirte Laminaseite war deutlich dunkler als die ebenfalls schwärzliche andere Hälfte.

Die Versuche gelingen mit *Vitis*-Blättern sehr prompt, und es ist diese Pflanze als geeignetes Demonstrationsobject zu empfehlen. Gut sind auch die grossblätterigen *Begonia*-Arten.

Die Operation ist jedoch möglichst exact auszuführen und dabei ist Folgendes zu beachten. Die Trennungsfläche der zu resecirenden Blattstielhälfte von der anderen muss genau in die Symmetrieebene, also in die mediane Längsaxe des Stieles fallen, muss demnach, eine normale Stellung des Organs vorausgesetzt, vertical stehen. Ein Fehler wäre es, wenn der Einschnitt schräg zur medianen Längsaxe des Stiels gemacht würde. Man würde dann, wie leicht einzusehen, keineswegs die Bündel einer Blatthälfte unterbrechen, sondern würde mehr weniger das Stromgebiet des Mediannerven für sich abschneiden, und der Versuch würde unmöglich einen Unterschied beider Laminarhälften ergeben können. Dass der Einschnitt nicht in die verticale Medianebene des Stieles, sondern durch Versehen in eine ausserhalb dieser, jedoch zu ihr parallele Ebene fällt, kann ebenfalls unter Umständen den Erfolg des Versuches beeinträchtigen, weil dann nur die kleinere Hälfte der Lamina in ihren ableitenden Siebtheilen im Stiele vom Stamme abgeschnitten ist und der grössere Theil der Spreite sich ungestört entleeren kann.

Versuch II. *Cucurbita Pepo.* An einem Blatte wurde die linke, an einem anderen die rechte Stielhälfte auf eine Strecke von 2 *mm* resecirt. Die operirten Stiele wurden mittelst Pappeschienen gestützt. Operation 9. Juni, 9^h a. m. Nach einem warmen, sonnigen Tage wurde die Pflanze um 7^h p. m. verdunkelt. Die Nacht war warm. Am folgenden Morgen 9^h wurde der Dunkelsturz abgenommen, beide Blätter abgetrennt und mit ihnen die Jodprobe vorgenommen. Beide waren gänzlich stärkefrei. Eine am Vorabend vorgenommene Controlprobe mit einem Stückchen Lamina hatte bei beiden Blättern Schwarzfärbung bei der Jodprobe ergeben.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

Die *Cucurbita*-Blätter hatten sich demnach trotz der Unterbrechung der Leptomstränge entleert. Der Widerspruch mit den Versuchen an *Vitis* und *Begonia* erklärt sich aber sehr einfach durch das Vorhandensein von querverlaufenden Commissuren zwischen den Siebsträngen.[1] Diese Commissuren vermitteln die Fortleitung der Assimilate aus der Lamina auch von der operirten Seite her. Ähnlich erfolglos waren die Versuche mit Farnwedeln (*Athyrium filix femina*), weil eben hier die Gefässbündel miteinander in bekannter Weise regelmässig anastomosiren. Anastomosen zwischen den Leitbündeln im Blattstiel sind überhaupt nichts Seltenes.[2]

Im Anhang an diese Versuche untersuchte ich, ob sich nicht auch für die stickstoffhältigen organischen Substanzen eine Anhäufung in der Blattlamina nach partieller Resection einer Blattstielquerscheibe constatiren lasse.

Versuch III. Am 30. August 1896, 3^h Nachmittags, wurden 21 kräftige Blätter von fünf nebeneinanderstehenden Stöcken von *Vitis vinifera* operirt. Temperatur 25° C.; sonnig, feucht. Das Wetter blieb günstig und warm bis zum Tage der Ernte. Am 2. September, 4^h p. m., wurden 18 Blätter geerntet, die operirten Laminahälften abgetrennt, für sich getrocknet; der Medianus und das anhängende Blattstielstück wurde entfernt, die anderen Blatthälften als Vergleichsobject ebenfalls rasch an der Luft getrocknet. Hierauf wurden beiderlei Blatthälften gepulvert und bei 95° C. bis zur Gewichtsconstanz getrocknet. Mit jedem Antheile wurden Gesammtstickstoffbestimmungen nach Kjeldahl vorgenommen. Es ergab sich Folgendes:

1. Nichtoperirte Laminahälften: 3·2056 *g* Trockensubstanz enthielten 0·09394 *g* N, somit 2·93%.
2. Operirte Hälften: 3·3247 *g* Trockensubstanz enthielten 0·09782 *g* N, somit 2·94%.

Eine Anhäufung stickstoffhältiger Substanzen in den operirten Laminahälften hat somit nicht stattgefunden.

---

[1] A. Fischer, Untersuchungen über das Siebröhrensystem der Cucurbitaceen. Berlin, 1884, S. 63 und die Fig. 8 auf Taf. VI.

[2] De Bary, Vergleich. Anatomie. Leipzig, 1877, S. 310.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

Dieses Resultat ist deswegen von Interesse, als es dagegen spricht, dass die Synthese der Proteïnsubstanzen in der Pflanze in den Blättern unter dem Einflusse des Lichtes stattfindet, wie es von C. O. Müller,[1] W. Chrapowitzky[2] und Saposchnikoff[3] behauptet wurde, eine Ansicht, zu der sich auch Frank[4] hinzuneigen scheint, indem er die Asparaginbildung in die grünen Theile der Pflanzen verlegt. Dass der Transport der Proteïnsubstanzen aber auch wie bei den Kohlenhydraten nur in geradlinigen Bahnen stattfinden kann, beweisen die weiter unten zu beschreibenden Ringelungsversuche.

Aus den angestellten Resectionsversuchen, deren eine grosse Zahl ausgeführt wurde an Freiland- und Gewächshauspflanzen im Sommer und Herbst, ergibt sich, dass eine Unterbrechung der Siebtheile einer Blatthälfte im Stiel eine Anhäufung der Kohlenhydrate in der betreffenden Hälfte der Lamina zur Folge hat. Der Versuch ist nur dann mit entscheidendem Erfolge ausführbar, wenn keine Commissuren zwischen den einzelnen Siebtheilen verlaufen, wie sie z. B. bei *Cucurbita* nachweisbar sind. Man kann desshalb behaupten, dass eine Querleitung oder Schrägleitung der Assimilate im Blattstiel nicht vorkommt, sondern dass sich die Bahn der Fortleitung parallel der Längsaxe des Stieles in gerader Richtung bewegt. Ebendeswegen ist zu schliessen, dass nicht etwa das parenchymatische Grundgewebe die Leitungsbahn für die Kohlenhydrate ist, sondern dass die Bahn in den Leitbündeln liegt, die aus der Lamina in den Stamm ziehen, respective in deren Siebtheilen. Dabei bleibt es jedoch noch unentschieden, ob die Kohlenhydrate und die stickstoffhältigen Substanzen in getrennten Bahnen innerhalb des Leptoms wandern, oder ob sie

---

[1] C. O. Müller, Ein Beitrag zur Kenntniss der Eiweissbildung der Pflanzen. Landwirthsch. Versuchsstat. Bd. 33 (1886), S. 311.

[2] W. Chrapowitzky, Beobachtungen über die Bildung von Eiweisskörpern in chlorophyllhältigen Pflanzen. Ref. in Just's botan. Jahresber. 1887, I, S. 164, und botan. Centralbl. 1889, III. Quartal, S. 352.

[3] W. Saposchnikoff, Eiweisstoffe und Kohlenhydrate der grünen Blätter als Assimilationsproducte. Tomsk, 1894, Ref. Bot. Centralbl. Bd. 63 (1895), S. 246.

[4] A. B. Frank, Botan. Zeitung, Bd. 51 (1893), I. Abth., S. 154; Berichte der deutsch. botan. Gesellsch., VIII (1890), S. 331.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

gemeinsam innerhalb derselben Leptomelemente fortgeleitet werden.

In historischer Hinsicht will ich noch bemerken, dass über Resectionsversuche an Blattstielen in einer kurzen Mittheilung von Donders[1] berichtet wird. Dieser Autor machte an den Stielen heranwachsender Blätter von *Rhus typhina* Einschnitte bis zur Mitte des Blattstieles und beobachtete, dass sich die Fiederblättchen an der operirten Seite nie zur normalen Grösse entwickelten, sondern stets kleiner blieben. Wurde der Einschnitt zwischen den Fiederblättchen angelegt, so dass einige Blättchen unterhalb, einige aber oberhalb der Incision lagen, so entwickelten sich die ersteren stärker als normal, die letzteren aber kümmerlicher als normal. Daraus geht hervor, dass die Entwicklung der Blätter von der Zufuhr von Baustoffen aus dem Stamm abhängt, und zwar müssen, wie in meinen Versuchen, die leitenden Bahnen geradlinig sein.

Es lässt sich nun auf einem anderen Wege zeigen, dass die Fortleitung im Phloëm selbst wiederum eine geradlinige ist und nur in beschränktem Masse in schräger Richtung stattfinden kann.

B. Ringelungsversuche an Stecklingen.

Die Heranziehung von Ringelungsversuchen zur Entscheidung in Fragen bezüglich Translocation von organischen Baustoffen ist allerdings eine etwas mehr precäre Sache als das Experimentiren mit Blattstielen, weil man hier als Reagens die Ausbildung neuer Organe nimmt, woraus man auf Zufuhr plastischer Stoffe schliesst. Wir werden auf dieses Thema im dritten Abschnitte dieser Arbeit einzugehen haben. Man ist aber vollkommen im Rechte, wenn man, wie es allgemein geschieht, den Ringelungsversuchen die erwähnte Bedeutung beilegt.

Ich bediente mich der Ringelungsmethode zur Untersuchung der Frage, bis zu welchem Grade Schrägleitung der organischen Baustoffe in den Bahnen des Leptoms stattfinden

---

[1] F. C. Donders, Mouvement ascendant des matières plastiques dans les pétioles des feuilles. Archiv. Néerlandais. Tom. II (1867), p. 342—376.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

kann. Daraus lässt sich ein Schluss auf die Natur der leitenden Elemente ziehen.

Die Ringelungen wurden derart ausgeführt, dass eine Verbindungsbrücke aus Leptom zwischen beiden Stücken des Stecklings verblieb, welcher ich verschiedene Gestalt gab. In einer Reihe von Versuchen hatte sie die Gestalt eines horizontal liegenden V; sie ging in schräger Richtung etwa in einem Winkel von 40° vom oberen Rande der Ringelwunde aus, kehrte nach einer Strecke isolirten Verlaufes in spitzem Winkel wieder um und schloss sich wiederum, unter einem spitzen Winkel in den unteren Wundrand einlaufend, an die Rinde des unteren Stückes des Stecklings an. Andere Versuche wurden mit doppelt rechtwinkelig geknickter Verbindungsbrücke aus Rinde ausgeführt. Die Rindenbrücke lief etwa 1 *cm* lang senkrecht vom oberen Wundrand herab, bog sodann rechtwinkelig in einen horizontalen Schenkel von verschiedener Länge um, um sodann wieder, unter einem rechten Winkel abbiegend, in einem zweiten verticalen Schenkel in den unteren Wundrand einzumünden. Die Rindenbrücken müssen von genügender Breite (4—5 *mm*) sein. Die Stecklinge waren 30 *cm* lange Aststücke von 1·5 *cm* bis 2 *cm* Durchmesser. Am geeignetsten war *Salix fragilis* und *Populus canadensis*. Nach vollzogener Operation wurden die Zweige in einem dampfgesättigten Raume aufgehängt und entwickelten bei günstiger Temperatur rasch in der näher zu besprechenden Weise Callus, Wurzeln und Sprosse. Lichtzutritt wurde nicht abgeschlossen, sondern die Versuchsobjecte befanden sich in schwachem, diffusen Lichte.

Die zweitgenannte Methode erwies sich bald als die bessere und sie lehrt bezüglich der Möglichkeit einer schrägen Fortleitung der Assimilate mehr als die erste, welche in der Anlegung einer Brücke von der Gestalt eines liegenden V besteht. Eine seitliche Fortleitung ist nämlich, wie es sich herausstellte, bis zu einem gewissen Grade thatsächlich möglich, so dass bis zur Erreichung der Grenze die beiden Schenkel der <förmigen Brücke eine namhafte Länge haben müssten. Der Zweck des Versuches ist bequemer mit der Methode der ⊣förmigen Brücke zu erreichen und die Ergebnisse stellen sich auf diese Art viel klarer dar.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

Ich führe einige Versuche der letzten Form an *Salix fragilis* an. Alle drei Objecte wurden am 5. März 1896 abgeschnitten und operirt. Am 30. März zeigte sich Folgendes.

Zweig I: 38 *cm* lang, 10 *mm* im Durchmesser. Unterer Rand der Ringelwunde vom unteren Stecklingende 30 *mm* entfernt. Ringelwunde 17 *mm* breit. Oberer verticaler Brückenschenkel 10 *mm*, der horizontale 20 *mm*, der untere verticale 10 *mm* lang, alle 4 *mm* breit. Callus war schlecht entwickelt. Am Rande des oberen Brückenschenkels bis zur Knickungsstelle waren Wurzeln ausgebildet (3).

Zweig II: 34 *cm* lang, 12 *mm* dick. Brückenbreite 7 *mm*, Querstrecke 12 *mm* lang. Das durch den Ringelschnitt abgetrennte untere berindete Stück des Zweiges 30 *mm* lang. Callus kräftig ausgebildet. Am unteren Rande des queren Brückenschenkels nur unterhalb des verticalen oberen Schenkels der Callus üppig entwickelt, mit einem reichen Büschel von Wurzeln. Der übrige Theil des horizontalen und der untere verticale Brückenschenkel hat nichts producirt.

Zweig III: Ringelwunde 17 *mm* breit, darunterliegendes Zweigstück 20 *mm*. Brückenbreite 5 *mm*, Querschenkel 15 *mm* lang. Callus ungemein charakteristisch entwickelt: kräftig am oberen Wundrand, steigt am oberen verticalen Brückenschenkel sich vermindernd herab; ein circumscripter Calluswulst am unteren Rande der knieförmigen Umbiegung unterhalb des oberen verticalen Schenkels, allmälig am horizontalen Schenkel verlaufend. Im Ganzen geht der Callus 7—8 *mm* über den Rand des oberen verticalen Schenkels am Horizontalast hinaus, ist aber schon recht schwach.

In der älteren und neueren Literatur wird vielfach über Versuche berichtet, welche den Zweck hatten, die Möglichkeit einer seitlichen Fortleitung der Assimilate im Siebtheile des Stammes zu untersuchen. Man legte einander gegenüberliegende Einschnitte an (Ray[1]), zwei oder vier (Hales[2]), gab der Ringel-

[1] J. Ray, Hist. plant. I, 9; cit. nach Treviranus, Physiologie (1835), Bd. I, S. 294.

[2] St. Hales, Statik der Gewächse. Deutsch von Wolff, Halle, 1748, S. 76.

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

wunde die Form eines Schraubenganges (Du Hamel,[1] Cotta,[2] Th. Hartig[3]). Der letztgenannte Autor zeigte auch, dass der Druck eines schraubenförmig um einen Ast gelegten Drahtes oder der Druck des Stammes einer um den Ast windenden Pflanze (*Lonicera Periclymenum*) in ganz ähnlicher Weise die Fortleitung der Assimilate im Siebtheile des Astes nicht aufhebt.[4]

Die Versuche ergaben übereinstimmend, dass eine Querleitung der Assimilate im Phloëm jedenfalls stattfinden könne; sie stellten jedoch nicht fest, bis zu welchem Grade. Und gerade diese letztere Bestimmung ist von Wichtigkeit zur Entscheidung der Frage, welchen Elementen des Siebtheiles (Siebröhren, Cambiform, Parenchym) der Hauptantheil bei der Fortleitung der Assimilate zukommt. Hätte die Fähigkeit, auch quer zu leiten, beim Siebtheile sehr weite Grenzen, so dass mehrere Centimeter weit von einer bestimmten Stelle des Phloëms Fortleitung in horizontaler Richtung nach anderen Punkten der Peripherie stattfinden kann, so müsste man sagen, dass mindestens nicht allein die längsgestreckten, röhrenförmigen Elemente leitend thätig sind, sondern dass auch den parenchymatischen Bestandtheilen des Siebtheiles ein namhafter Antheil an der Weiterleitung zuzusprechen ist. Anders ist es hingegen, wenn die Querleitung nur in sehr beschränktem Masse möglich ist. Man muss dann unbedingt den gestreckten, geradlinig der Stammaxe parallel laufenden Elementen die Hauptrolle zuweisen. In der That haben unsere Versuche gezeigt, dass der letztere Fall der in Wirklichkeit vorhandene ist. Callus bildete sich seitlich von der zuführenden Brücke nur schwach und hörte in einer Entfernung von wenigen Millimetern ganz auf. Die Versuche mit schraubenförmiger Ringelung, seit Alters her ausgeführt, sind in dieser Hinsicht nicht besonders lehr-

---

[1] Du Hamel, Naturgeschichte der Bäume. Nürnberg, 1765, II. Theil, S. 87.

[2] H. Cotta, Naturbeobachtungen über die Bewegung und Function des Saftes. Weimar 1806, S. 21 (Doppelringelung mit halbseitigen Einschnitten), S. 22 (Spiralringelung).

[3] Th. Hartig, Bot. Zeitung, 1858, S. 340.

[4] Bot. Zeitung, 1862, S. 73.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

reich. Sie zeigen mir, dass Querleitung auf kurze Distanzen hin bestimmt stattfindet; bei dem Fortschreiten an dem Schraubenbande der Ringelwunde findet jedoch, je weiter die Leitung stattfindet, naturgemäss zugleich eine Längsleitung nach abwärts statt. Dies ist auch der Grund, warum »Spiralringelung« nicht die Folgen einer Leitungsunterbrechung erzeugt. Dabei lässt der Versuch aber immer noch die Möglichkeit offen, dass eine weitgehende Querleitung stattfinden kann, eine Möglichkeit, die durch unsere Winkelbrückenversuche definitiv ausgeschlossen wurde.

Nach dem Gesagten sind jedenfalls die längsgestreckten, geradlinig verlaufenden Elemente des Siebtheiles mit der Function der Leitung der Assimilate betraut. Die Erklärung, dass trotzdem bis zu einem gewissen Grade schräge und quere Leitung möglich ist, lässt sich unschwer darin suchen, dass einestheils die Siebröhren durch seitliche Siebplatten in Communication stehen und anderentheils die Cambiformzellen als Elemente prosenchymatischen Charakters sich ihrer Spindelform halber stets seitlich aneinander anschliessen müssen. Es sind nun zwei weitere Fragen von principieller Bedeutung zu untersuchen. Zum ersten: Sind die Siebröhren allein die leitenden Elemente, oder kommt dem Cambiform dieselbe Function zu? Zweitens ist zu entscheiden, ob die Leitungsbahnen für Kohlenhydrate und stickstoffhältige Assimilate, wie heute nach dem Vorgange Sachs'[1] allgemein angenommen wird, räumlich getrennte, oder werden alle Assimilate innerhalb derselben Elemente gemeinsam geleitet?

Bezüglich der ersten Frage ergeben die Ringelungsversuche nichts Entscheidendes. Wie eben hervorgehoben, lässt die Thatsache, dass bis zu einem gewissen Grade Schrägleitung möglich ist, sich sowohl aus bestimmten Structurverhältnissen der Siebröhren, als auch der Cambiformzellen verstehen. Eine experimentelle Entscheidung vermochte ich direct bisher nicht zu erreichen, doch vermuthe ich aus manchen Gründen, dass

[1] J. Sachs, Flora, 1863. S. 33. und Experimentalphysiologie, Leipzig, 1865, S. 380. Man vergleiche jedoch hiezu die von Pfeffer (Landwirthschaftliche Jahrbücher, V. Jahrg. (1876), S. 105) ausgesprochene Ansicht, dass diese Arbeitstheilung jedoch sicher keine absolute, sondern nur eine relative ist.

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

den Siebröhren mindestens für den Transport der Assimilate durch lange Strecken der wesentlichste Antheil zukommt. Bekanntlich haben alle Pteridophyten und Phanerogamen Siebröhren und es sind die höher differenzirten Leitbündel gewisser Laubmoosformen wohl die einzigen im Pflanzenreich, die nach unseren derzeitigen Kenntnissen nur aus cambiformartigen Elementen ohne Siebröhren bestehen.

Dass zwischen Siebröhren und Cambiformzellen bezüglich ihrer Function eine Ähnlichkeit besteht, vergleichbar dem Verhältnisse zwischen Gefäss und Tracheïde, wird schon durch den Umstand unwahrscheinlich gemacht, dass es wohl gefässlose höhere Pflanzen gibt, nicht aber höhere Pflanzen ohne Siebröhren. Die Tracheïden übernehmen wohl voll die Function echter Gefässe, die Cambiformzellen können jedoch anscheinend nicht die Siebröhren ersetzen. Etwas müssen demnach die Siebröhren gegenüber den Cambiformzellen voraushaben und dies scheint die Befähigung zu besonders raschem Transport auf weite Strecken hin zu sein, wie sie zur Leitung der assimilirten Substanzen aus den Productionsorten nach den wachsenden Wurzelspitzen hin nöthig ist, oder etwa zur Beförderung des in unterirdischen Reservestoffbehältern angehäuften Materiales nach den Orten des lebhaftesten Wachsthums hin. Eine bestimmte Rolle als transportirende Elemente kommt jedoch gewiss auch den Cambiformzellen zu, die sich auch dann, wenn im Siebtheile z. B. die herbstliche Nährstoffspeicherung in den Markstrahlen und im Parenchym stattfindet, als stärke- und reserveproteïnfrei erweisen und ganz sicher nicht als Reservoire für Assimilate fungiren.

Der Ausfall der Resectionsversuche an Blattstielen, welche mit Bestimmtheit ergaben, dass sich auch die Kohlenhydrate im Leitbündel (Siebtheil) stammwärts bewegen, ein Ergebniss, welches mit der herrschenden Anschauung, die Kohlenhydrate besässen räumlich von den eiweïssleitenden Elementen getrennte Translocationsbahnen, nicht gut in Einklang zu bringen ist, veranlasste mich dazu, möglichst viele Pflanzen dahin zu untersuchen, ob in den Siebröhren lösliches oder ungelöstes Kohlenhydrat zugegen sei. Das Ergebniss war ein positives, obgleich ich noch lange nicht erschöpfend die Sache untersucht

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

habe und mich vorläufig auf die Mittheilung der Befunde von reducirendem Zucker (Glucose, eventuell Maltose) und einiger Fälle des Vorkommens von Rohrzucker beschränke.

Die Untersuchung geschah an Tangentialschnitten durch die betreffenden Stammtheile oder Zweige; die Schnitte wurden stets mit dem Mikrotom hergestellt, um möglichst viel gleichartige Schnitte für die mikrochemischen Reactionen zu erhalten. Die Probe auf Glucose wurde mit den von A. Meyer[1] empfohlenen concentrirten Lösungen von Kupfersulfat und Seignettesalzkalilauge unternommen, und zwar wurden die Schnitte erst auf 2 Minuten in die Kupferlösung gelegt, dann mit der Pincette festgehalten, einige Male rasch in destillirtem Wasser hin- und hergeschwenkt, endlich auf einem Objectträger ausgebreitet, das Wasser mit Filtrirpapier entfernt, ein Tropfen Seignettesalzkalilauge darauf gebracht, das Deckglas aufgelegt und nun so lange erhitzt, bis sich Blasen entwickelten. Die Reaction ist dann bei Gegenwart reducirenden Zuckers eingetreten. So vermeidet man das oft eintretende störende Einschrumpfen der Schnitte in der Lauge. Die Schnitte bleiben stets schön glatt und ausgebreitet.

Die Untersuchung auf Saccharose wurde mit Zuhilfenahme von Invertirung durch Hefeinvertin ausgeführt. Säuren lassen sich ja in Geweben nicht gut als invertirende Substanzen anwenden, weil sie zu weitgehende Veränderungen im Inhalte der Zellen erzeugen. Eine sehr wirksame Invertinlösung erhält man in einfacher Weise, wenn man gepulverte getrocknete Hefe bei 40°, mit Wasser zu einem dicken Brei angerührt, 12 Stunden stehen lässt. Das Filtrat reducirt Fehling'sche Lösung nicht und wirkt auf Rohrzuckerlösung sehr kräftig ein. Um Schnitte bezüglich der Gegenwart invertirbaren Zuckers in den Gewebselementen zu untersuchen, brachte ich dieselben in eine mässig verdünnte Invertinlösung auf 3—4 Stunden, sodann wurden sie mit Wasser nicht zu lange abgespült und nun der Zuckerprobe, wie oben beschrieben, unterworfen.

Von 57 untersuchten Pflanzenarten aus den verschiedensten Familien enthielten 18 Species in den Siebröhren Stärkekörner,

[1] A. Meyer, Ber. der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. 3 (1885), S. 332.

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

27mal war im Siebröhreninhalte Glucose, 3mal Saccharose nachweisbar (bei *Acer Negundo*, *Populus canadensis* und *Cucurbita Pepo*). Das weitverbreitete Vorkommen von Amylum in den Siebröhren ist bekanntlich zuerst von Briosi[1] constatirt worden, dessen Angaben mehrseitig bestätigt worden sind. Nicht angegeben finde ich aber in der Literatur, dass mindestens ebenso häufig Glucose im Siebröhreninhalte vorkommt. Ein Fall von sicher constatirtem Vorkommen von Saccharose im Siebröhrensafte war dagegen an *Cucurbita Pepo* durch G. Kraus[2] und Zacharias[3] bereits längere Zeit bekannt, wenn auch nur der erstgenannte Autor die fragliche Substanz als Saccharose richtig erkannt hatte.

Natürlich steht zu erwarten, dass nicht immer die stickstofffreien Assimilate in Form der genannten Kohlenhydrate im Siebröhrensafte vorkommen. Es werden sich allem Erwarten nach Fälle ergeben, in denen fette Öle im Siebröhreninhalte nachweisbar sein werden. Es lassen dies Befunde vermuthen, welche ich an *Sambucus nigra, Lonicera tatarica*, *Buxus sempervirens* zu verzeichnen hatte. Dies sind Fragen, die noch ihrer Lösung harren. Mir kam es jedoch nur darauf an, zu zeigen, dass im Siebröhreninhalt ebensogut wie Proteïnstoffe, ganz allgemein stickstofffreie Assimilate sich vorfinden und man nicht etwa an eine Abwesenheit der letzteren glauben darf. Damit ist es aber gesagt, dass man aus den Inhaltsbefunden an den Siebröhren nicht etwa auf eine ausschliessliche Transportirung von stickstoffhältigen Assimilaten schliessen darf, wie es vielfach in der Literatur geschehen ist. Grossen Werth beanspruchen übrigens die Resultate der Untersuchung der Stoffe des Siebröhreninhaltes, in Bezug auf die hier zu behandelnde Frage der Fortleitung nicht. Denn wir finden ja in den Siebröhren eben dieselben Stoffe, wie in allen anderen Pflanzenzellen, die ja stets stickstofffreies Assimilat und Eiweissstoffe

[1] G. Briosi, Bot. Zeitung, 1873, S. 305.

[2] G. Kraus, Sitzungsber. der Naturf.-Gesellsch. zu Halle; Sitzung am 23. Februar 1884, Sep.-Abdr. S. 1—6. Ferner in: Botanische Mittheilungen, Halle 1885, S. 16 (Sonderabdr. a. d. Abhandl. der Naturf.-Gesellsch. zu Halle, Bd. XVI).

[3] Zacharias, Bot. Zeitung, 1884, S. 65.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

enthalten, und daraufhin allein könnte man selbstverständlich keinen Schritt weiter thun in der Sicherstellung, welche Transportwege diese Substanzen führen. Da sind nur die Versuche der Leitungsunterbrechung entscheidend, und diese machen es sehr wahrscheinlich, dass sämmtliche Assimilate in gemeinsamen Bahnen bei ihrer Translocation sich bewegen.

Dass lösliche Kohlenhydrate aus den assimilirenden Blättern im Siebtheile stammwärts befördert werden, zeigt auch noch folgender Versuch. Eine kräftige Kürbispflanze wurde (Ende Juli) durch 5—6 Tage verdunkelt, bis ihre wachsende Sprossspitze eben zu etioliren begann. Die Blätter waren zu diesem Zeitpunkte stärkefrei. Nun brachte ich die Pflanze in einen schwarzen, lichtdichten Kasten aus Pappe, welcher an einer Seite einen schmalen Schlitz hatte, welcher durch eine Schiebervorrichtung verschliessbar war. Durch den Schlitz wurde ein Blatt herausgeschoben, während die ganze übrige Pflanze, sowie auch der Stiel des hervorstehenden Blattes sich im Dunkeln befand. Der Schlitz wurde bis auf die kleine Öffnung, durch die das Blatt hindurchgesteckt war, lichtdicht mittelst des Schiebers und schwarzer Watte verschlossen. Das Blatt wurde nun 8 Stunden lang im hellen Tageslichte bei warmem Sonnenschein exponirt und dann abgenommen. Es hatte bereits, wie die Jodprobe erwies, zu dieser Zeit namhafte Stärkemengen gebildet. Aus dem Blattstiele wurden nun Querschnitte angefertigt und diese auf Glucose geprüft. Die Querschnitte der Siebtheile erschienen nach dieser Behandlung bereits makroskopisch als ziegelrothe Fleckchen auf dem grünlichgelb gefärbten Schnitte. Sie enthielten gegenüber dem übrigen Gewebe relativ grosse Mengen Glucose. Man konnte sich leicht überzeugen, dass dies bei den Stielen der verdunkelt gebliebenen Blättern nicht so war. Hier unterschieden sich die Siebtheile gar nicht bezüglich ihres Glucosegehaltes vom Parenchym.

Aus diesem Versuche ist zugleich zu ersehen, dass in den Blattstielsiebröhren von *Cucurbita* nicht bloss Saccharose, sondern auch reducirender Zucker (Invertzucker?) vorkommt. Lecomte[1] hat in jüngerer Zeit gegenüber der Annahme,

[1] H. Lecomte, Contribution a l'étude du Liber des Angiospermes. Ann. d. sc. nat., sér. VIII, tome X (1889), p. 302.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

dass in den Siebröhren Kohlenhydrate geleitet werden, den Einwand erhoben, dass in diesem Falle nach Unterbrechung der Leitungsbahn durch eine Ringelwunde eine Anhäufung von Stärke in den Siebröhren und in den Leptomelementen um die Siebröhren herum stattfinden müsste, eine Erscheinung, welche in Wirklichkeit aber nicht zur Beobachtung komme. Dem lässt sich erwidern, dass in der nächsten Nachbarschaft der Siebröhren überhaupt keine Zellen vorkommen, welche Stärke aufspeichern können, mit Ausnahme der Anschlussstellen der Markstrahlen und der Parenchymzellen an die Geleitzellen. Und diese Markstrahl- und Parenchymzellen füllen sich aber nach einer Ringelung oberhalb der Ringelwunde thatsächlich mit Stärke an.

Ich studirte diese Erscheinung auf dem Wege der oben geschilderten Ringelung nach der Winkelbrückenmethode, selbstverständlich an Ästen, welche im Zusammenhange mit der lebenden Pflanze standen.

Am 1./IX. 1896 wurde je ein Ast von *Syringa vulgaris* und *Philadelphus coronarius* geringelt mit Zurücklassung einer ⊔-förmigen Verbindungsbrücke. Beide Äste waren 1 *cm* im Durchmesser, reich verzweigt und belaubt. Beim *Syringa*-Versuch war die Ringelwunde 25 *mm* breit, die Brückenbreite war 4—5 *mm*. Der obere verticale Schenkel, der horizontale und der untere verticale Ast der Brücke massen 10 *mm* in der Länge. Bei dem geringelten *Philadelphus*-Ast war die Ringelwunde 24 *mm* breit, die Brückenbreite betrug 5—6 *mm*, der obere verticale Brückenast mass 12 *mm*, der horizontale Schenkel 11 *mm*, der untere verticale 11 *mm*. Während der einmonatlichen Versuchsdauer gediehen die Äste vollkommen wohl; die Witterung war sehr warm und günstig. Am 2./X. wurde der Versuch abgebrochen und die Äste abgesägt. Der *Philadelphus*-Ast zeigte bezüglich Belaubung und Knospen nichts Auffälliges. Der Zweig von *Syringa vulgaris* besass zu dieser Zeit bedeutend stärker entwickelte Endknospen, als die übrigen Äste des Strauches. Die Blättchen der Knospen hatten sich abnorm frühzeitig entwickelt. Auch war eine grössere Anzahl von Adventivknospen an dem Zweige bemerkbar, wodurch sich dieser Zweig von den anderen auffällig unterschied.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

Was die Ringelwunde anbetrifft, so hatte sich an den Rändern der Brücke ein wohlausgebildeter Callus, 2 *mm* breit, am oberen verticalen Schenkel entwickelt, welcher sich allmälig längs des horizontalen Schenkels bis auf 1 *mm* verschmälerte. Auch an der Innenseite des unteren verticalen Astes der Verbindungsbrücke hatte sich ein schmaler Callusfaden ausgebildet. An der Ringelwunde des *Philadelphus*-Astes war ebenfalls ein recht kräftiger Callusbelag vorhanden. Am oberen Rande der Ringelwunde, sowie am oberen verticalen Schenkel der Verbindungsbrücke war der Callus als 2 *mm* breiter Randwulst entwickelt, er wurde schmäler längs des horizontalen Brückenschenkels und besass längs des unteren Verticalastes und am unteren Ringelwundrand nur 1 *mm* Breite. Zur Untersuchung auf Stärkegehalt des Leptoms wurde ein Stück von etwa 15 *cm* Länge, die Ringelwunde enthaltend, aus jedem Ast herausgesägt, und sodann mit einem scharfen Skalpell mittelst Flächenschnitten das Leptom ober der Wunde, in der Verbindungsbrücke und unterhalb der Wunde blossgelegt. Die Äste stellte ich nun mehrere Stunden lang in Jodjodkaliumlösung. Man konnte so feststellen, dass oberhalb der Ringwunde und im oberen Verticalschenkel der Verbindungsbrücke eine deutlich dunklere Blaufärbung aufgetreten war, als weiter unten. Mikroskopisch war allerdings der Unterschied (auf tangentialen Flächenschnitten untersucht) nicht prägnant zu constatiren. Jedenfalls geht aus dem Versuche soviel hervor, dass die winkelig gebogene Verbindungsbrücke nicht genügt hatte, um eine normale Herableitung der Assimilate zu gestatten und eine ganze Reihe von Erscheinungen (abnorm frühzeitige Knospenentwicklung, schwächere Callusbildung, Stärkeanhäufung ober der Ringwunde) deutet darauf hin, dass eine geradlinige Verbindungsbrücke allein befähigt gewesen wäre, den Effect der Ringelung gänzlich aufzuheben. Und thatsächlich ist es ja seit Hanstein[1] an Stecklingen sichergestellt und durch geeignete Versuche zur Controle an Zweigen im Zusammenhange mit der

[1] J. Hanstein, Versuche über die Leitung des Saftes durch die Rinde und Folgerungen daraus. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Bd. II (1860), S. 408.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

lebenden Pflanze nachzuweisen, dass eine geradlinige Verbindungsbrücke von genügender Breite für die betreffende Flanke den unterbrechenden Effect einer Ringelung aufhebt. Diese Controlversuche mit gerader Verbindungsbrücke beweisen auch, dass nicht etwa die Schmalheit der Verbindungsstrasse die Ursache sein kann, wenn eine Winkelbrücke die Translocation der Assimilate nicht frei gestattet; die ebenso breite gerade Brücke erlaubt ja freie Passage.

Nach dem Gesagten ist es ein thatsächliches Vorkommniss, dass nach Verlegung der durch die Siebröhren gegebenen Strasse eine Stärkeanhäufung im Leptomparenchym als dem Speichersystem des Siebtheils eintritt. Lecomte ist daher nicht im Rechte, wenn er meint, dass eine Stärkeanhäufung unter solchen Verhältnissen nicht vorkommt. In den Siebröhren selbst konnte ich allerdings oberhalb Ringelwunden keine Vermehrung der Amylumkörner beobachten. Dies beweist jedoch gar nichts gegen den Transport von Kohlenhydraten in den Siebröhren, indem doch die Anhäufung nicht weiter transportirbaren Materiales sich mir in jenen Elementen zeigen kann, welche ihrer Function nach Speicherorgane sind, also in den mit diesen Fähigkeiten ausgerüsteten Leptommarkstrahlen und Parenchymlängsstreifen. Versuche mit gerader Verbindungsbrücke, also partieller Ringelung, wurden vorgenommen an *Vitis*, *Ampelopsis*, *Rubus*, *Syringa* und *Aesculus*. Die Stärkevertheilung über und unter der Ringelwunde war gleichmässig. Eine Beziehung bezüglich Stärkevertheilung zwischen Geleitzellen und Parenchym war nicht zu constatiren. Leptom- und Hadrommarkstrahlen waren sehr stärkereich. Stärke in Siebröhren war bei *Aesculus* und *Vitis* sehr reichlich vorhanden.

Unsere Erfahrungen haben somit gelehrt, dass zum mindesten aus den Befunden am Inhalt der Siebröhren und Cambiformzellen nicht geschlossen werden darf, dass dieselben ausschliesslich stickstoffhältige Assimilate führen. Stets sind auch stickstofffreie Assimilate (Kohlenhydrate oder Fett) zugegen. Im Vereine mit den früher geschilderten Ergebnissen der Resections- und Ringelungsversuche machen es die Zellinhaltsbefunde wahrscheinlich, dass für stickstofffreie und stickstoffhältige Assimilate keine streng gesonderten Transportwege bestehen,

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

sondern dass wohl beiderlei Substanzen durch dieselben leitenden Elemente (Siebröhren und Cambiformzellen) translocirt werden.

Somit besteht die alte Hanstein'sche, auf die Resultate der bekannten Ringelungsversuche dieses Forschers fundirte Anschauung zu Recht, und es sind thatsächlich nur die »Leitzellen« nach Hanstein, welche der Stoffleitung in gleichem Ausmasse dienen. Bald nachdem Hanstein diese Ansicht veröffentlicht hatte, wurden jene Deutungen einer eingehenden geistvollen Kritik von Sachs[1] unterworfen. Sachs hob mit Recht hervor, dass Hanstein zwar bewiesen hatte, dass die »Leitzellen« bei der Fortführung der plastischen Stoffe unentbehrlich seien, dass aber aus den Versuchen des genannten Autors keineswegs direct folge, dass sie die einzigen oder auch nur die wichtigsten Leitungsorgane seien. Sachs machte bei dieser Gelegenheit geltend, dass die Hanstein'schen Leitzellen, wenn sie alle Stoffe führen würden, auch Stärke enthalten müssten, was jedoch nur ausnahmsweise der Fall sei. Es wurde jedoch von Sachs ausdrücklich bemerkt, dass die Leitzellen unter Umständen zur »Stärkeleitung« mitbenützt werden können. Sachs suchte ferner den Einwand zu widerlegen, dass in den Leitzellen zwar alle Stoffe enthalten seien, jedoch nicht in nachweisbarer Form. Es finde sich oft Stärke mehrere Zellschichten entfernt vom Leitbündel. Stammt nun die Stärke aus letzterem, so müsste sie quer durch das Parenchym gehen, was aber der zu widerlegenden Anschauung widerspreche. Ferner meint Sachs, mit Hanstein's Ansicht sei es unvereinbar, wieso die Stärke immer im Parenchym liegt und niemals in den Ableitungswegen der Leitbündel aus den Blättern selbst.

Demgegenüber wäre aber zu bemerken, dass Sachs bezüglich des ersten Punktes die unbewiesene Voraussetzung macht, dass alle Parenchymstärke »Wanderstärke« ist. Und wohlvereinbar ist es mit Hanstein's Ansicht, dass die Leitungswege der Assimilate keine oder nur spärlich Stärke enthalten, indem die Stärke in Massen doch nur in Speichergeweben auf-

[1] J. Sachs, Über die Leitung der plastischen Stoffe durch verschiedene Gewebeformen. Flora, 1863, S. 33. Die betreffende Stelle findet sich S. 39.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

tritt, oder in den Productionsorten, demnach allenthalben, wo es sich um die Festlegung eines Überschusses an Assimilat in fester Form handelt. So lagern Blätter, auf Zuckerlösung schwimmend, den Überschuss aufgenommenen Materials in Form von Amylumkörnern innerhalb der Chloroplasten ab und so häuft sich die Stärke im Laufe der Vegetationsperiode in den Speichergeweben des Siebtheils, den Markstrahlzellen und in den Parenchymzügen an.

Es sei bei Erwähnung des Speichergewebes des Siebtheils noch bemerkt, dass bisher die Speicherung von stickstoffhältigen Assimilaten, von Proteïnstoffen, in den Markstrahl- und Parenchymzellen des Leptoms keine rechte Beachtung gefunden hat, obwohl sie nicht selten eine ebenso auffallende Erscheinung darstellt, wie die Stärkeanhäufung im Leptomspeichergewebe. Bald sind es vor Allem die Markstrahlzellen, in denen die Stärkespeicherung gegenüber der Anhäufung von Reserveproteïn zurücktritt: *Cornus sanguinea, Corylus Avellana, Ribes rubrum;* bald enthalten die Parenchymlängszüge vorzüglich Reserveproteïn (*Alnus glutinosa, Populus tremula, Lycium barbarum, Humulus Lupulus*). In diesen Reserveproteïnzellen entsteht mit Jodjodkalium ein dichter, feinkörniger, brauner Niederschlag, und nach Behandlung mit Fehling'scher Lösung erscheinen in diesen Elementen schollige, violettgefärbte Massen. Ein sehr empfehlenswerthes Demonstrationsobject hiezu bildet das Leptom von *Ribes rubrum* im September bis October untersucht. Bei *Alnus glutinosa* sah ich die Inhaltsmassen der Reserveproteïnzellen bei der Biuretprobe einen röthlichen Ton annehmen, wie man es sonst bei Pepton zu beobachten pflegt.

Von mehreren Seiten wurde für die Rolle der Weiterleitung von Kohlenhydraten die als Stärkescheide bekannten, in der Regel viel stärkeführenden Parenchymzellen in der unmittelbaren Umgebung der Leitbündel herangezogen.

Sachs[1] äusserte zuerst die Meinung, dass dieser innersten Schicht des Rindenparenchyms die Rolle zufalle, die Stärke aus dem Mesophyll der Blätter abzuleiten. Es wurden jedoch bloss anatomische Befunde als Gründe hiefür beigebracht, so

[1] J. Sachs, Mikrochemische Untersuchungen. Flora, 1862, S. 333.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

besonders, dass in jüngeren Zweigen, welche noch keine entwickelten Blätter tragen, auch die Stärkeschicht noch nicht entwickelt sei, d. h. die entsprechenden Rindenparenchymzellen noch keine Stärke enthalten. Dass dieser Coincidenz keine Bedeutung in diesem Sinne zukommt, ergibt sich aber schon daraus, dass an Zweigen, deren Blätter durch mehrtägigen Aufenthalt im Dunkeln stärkefrei geworden sind, die Stärkeschicht ebenso aussieht, wie sonst, und demnach ihre Reservestoffe keineswegs an weiter stammwärts gelegene Theile der Pflanze abgegeben haben kann. Dass die Stärkeschicht thatsächlich nur ein Speichergewebe darstellt, haben auch die Versuche Heine's[1] ergeben, welche zugleich zeigten, dass durch verschiedene Eingriffe (Ringelung, Decapitirung) eine wahrnehmbare Veränderung im Inhalte der Stärkeschichtzellen nicht zu erzielen ist.

Wenn Heine der Stärkescheide eine Rolle zutheilt für die Ernährung der sich heranbildenden benachbarten mechanischen Elemente, welche das Leptom umgeben, so kann ja diese Anschauung als berechtigt angesehen werden mit dem Bemerken, dass dies aber wohl nicht als ausschliessliche Function der Stärkescheide zu betrachten sei. Einerseits vermögen sich die gleichen Bastfasern ohne Gegenwart einer Stärkeschicht auszubilden und anderseits müssen nothwendig alle der Stärkescheide nahen Elemente derselben Reservestoffe entziehen, wenn in diesen Elementen ein lebhafter Verbrauch dieser Substanzen stattfindet.

Noch ist zurückzukommen auf die von Schimper[2] experimentell angegangene Frage, inwieweit die Parenchymscheiden der Leitbündel der Laubblätter an der Fortschaffung der Assimilate betheiligt sind. Schimper hatte die Blätter von *Plantago media* hiezu benützt. Aus den Blättern unserer *Plantago*-Arten lassen sich bekanntlich die Gefässbündel in continuirlichen Fäden leicht aus der Lamina herausziehen, indem die Leit-

[1] H. Heine, Ber. der deutschen bot. Gesellschaft, III (1885), S. 189, und »Die physiologische Bedeutung der sogenannten Stärkescheide«, Landwirthsch. Versuchsstationen, Bd. 35 (1888), S. 161.

[2] A. Schimper, Über Bildung und Wanderung der Kohlenhydrate in den Laubblättern. Bot. Zeitung, 1885. S. 737.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

bündel von einer mächtigen Collenchymscheide umgeben sind, welche leicht von dem sie umgebenden Parenchym losreisst. Man kann thatsächlich ein Blatt durch Anbringung kleiner Verletzungen so operiren und es seiner sämmtlichen parallelen Hauptnerven berauben. Schimper sah nun, dass solche Blätter sich ebenso im Dunkeln ihrer Stärke entledigten, wie normale, und schloss daraus, dass die Leptomtheile zur Ableitung der Stärke unnöthig seien und dass allein die Parenchymscheiden der Nerven (»Leitscheiden«) dieses Geschäft besorgen. Dagegen ist zu bemerken, dass ein Verschwinden der Stärke aus dem Mesophyll uns noch immer nicht sagt, dass die Kohlenhydrate aus dem Blatte völlig entfernt worden sind, zumal wir keine Controle in anderen Versuchen hiezu besitzen. Beweisend wäre allein die Beobachtung des Fortganges der Entleerung. Ferner ist Schimper's Schluss, dass das Leptom der Leitbündel gänzlich an der Fortschaffung der Assimilate unbetheiligt sei, nicht berechtigt, weil durch den erwähnten Versuch an *Plantago* eben nur gezeigt wird, dass die Gesammtmenge der Assimilate sich in die Leitscheiden entleeren kann. Ob sie auch von da fortgeschafft wurde, ist eine andere Frage. Anderseits muss aber zugegeben werden, dass den Leitscheiden gewiss eine Function bezüglich der Ableitung der Assimilate zuzusprechen ist und dass sie entschieden als Leitparenchym zu betrachten sind, welches bis zu einem gewissen Grade die Siebtheile der Nerven, die ja doch relativ schwach entwickelt sind, in ihrer Leistung unterstützt. Ebenso gewiss ist aber nach dem Ergebniss unserer Resectionsversuche an Blattstielen, dass vom Grunde der Lamina an der Transport der Assimilate völlig durch die Leistung der Leptomtheile der Leitbündel im Blattstiel besorgt wird.

Es ist bei allen Darlegungen über »leitende Gewebesysteme« nicht zu vergessen, dass es sich niemals um specifisch nur jenen Zellen eigenthümliche Fähigkeiten handeln kann, sondern nur um Elemente, welche mehr weniger weit angepasst sind in ihren Fähigkeiten und Einrichtungen an die Function der Fortleitung der Assimilate. Hiezu befähigt ist schliesslich jede Parenchymzelle, und Frank[1] ist im Rechte, wenn er das

[1] A. B. Frank, Lehrbuch der Botanik. Leipzig, 1892. Bd. I, S. 611.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

Fortleitungsvermögen für Kohlenhydrate für die Grundparenchymzellen vindicirt; seine Auffassung ist jedoch insofern einseitig, als er im Grundparenchym eine präformirte Transportstrasse für diese Assimilate sieht. Ausserdem waren wir in der Lage, den Gegenbeweis gegen diese Ansicht führen zu können und festzustellen, dass die Siebtheile der Leitbündel die einzigen Transportstrassen auf lange Strecken für sämmtliche Assimilate sind. Während bei den Zellen des Grundparenchyms die Fähigkeit zur Weiterleitung von aufgenommenen Inhaltsstoffen darin besteht, dass gleichmässig nach allen Richtungen die Zelle im Stande ist, Concentrationsdifferenzen auszugleichen und ein stetes Nachfliessen von gelöster Substanz nach Massgabe einer einseitigen Abnahme an Concentration durch Verbrauch zu vermitteln, sind bei den leitenden Elementen κατ' ἐξοχήν bereits Einrichtungen getroffen, welche die Bewegung der transportirten Substanzen nach einer bestimmten Richtung einschränken und zugleich eine rasche Vorwärtsbewegung der Inhaltsstoffe zum Zwecke haben.

II. Abschnitt.

Zur Mechanik der Fortbewegung der in den Leptomelementen geleiteten Substanzen.

Nachdem wir nun in bestimmten Elementen des Leptoms dasjenige Gewebesystem erkannt haben, welches die Leitung sämmtlicher Assimilate des Organismus zur ausschliesslichen Function hat, ähnlich wie es die Rolle der Blutbahnen im thierischen Organismus ist, ist es weiter unsere Aufgabe, zu eruiren, durch welche Einrichtungen in diesen Elementen die Vorwärtsbewegung der Assimilate in bestimmter Richtung erzielt wird, auf welche Art eine möglichst rasche Bewegung zu Stande kommt und welche Quellen die Energie hat, welche seitens der Pflanze zu diesen Translocationsvorgängen aufgewendet werden muss.

Die vorliegenden Untersuchungen befassen sich nur mit angiospermen Pflanzen, also Organismen mit hochentwickeltem Siebröhrensystem, und es folgt aus der ausschlaggebenden Bedeutung der Siebröhren als leitende Bahnen, dass es vor

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

allem Anderen die Mechanik der leitenden Thätigkeit der Siebröhren ist, welche einer Aufhellung harrt. Bekanntlich aber fehlt heutigen Tages noch jeder Anhaltspunkt, welcher Art die Kräfte sind, welche hiebei thätig sind.[1]

Da nun einerseits experimentelles Material in Bezug auf die in Angriff zu nehmenden Fragen kaum vorhanden ist, anderseits aber die einzelnen Fragepunkte gesondert nicht gut anzugehen sind und vielfach in Beziehung zu einander treten, so ziehe ich es vor, meine experimentellen Erfahrungen sofort in Besprechung zu ziehen und an diese Ergebnisse erst die kritischen und theoretischen Erörterungen anzuschliessen.

Das handlichste Material boten unstreitig die Blattstiele, und zwar an lebhaft assimilirenden grossen Laubblättern. Man ist hier in der Lage, mit Hilfe der bekannten Proben jederzeit qualitativ und quantitativ Anhäufung und Abfuhr der Assimilate zu bestimmen und kann ohne Schwierigkeit einen Theil der ableitenden Blattstielstrecke den verschiedensten Einflüssen unterwerfen und in dieser Weise die Leitfähigkeit der Leptomelemente innerhalb dieser Partie unter verschiedenen Bedingungen studiren.

A. Abgetödtete Elemente leiten nicht mehr.

So ausgezeichnet die wasserleitenden Bahnen auch in vollkommen zum Absterben gebrachten Strecken der Pflanze fungiren, wie es die Versuche von Böhm,[2] Janse[3] und besonders Strasburger's[4] zeigten, so vollkommen ist die Unterbrechung in der Fortleitung der Assimilate, wenn man eine Strecke des leitenden Organs abgetödtet hat.

Man kann leicht zeigen, dass eine gebrühte Blattstielstrecke ein Hinderniss abgibt für die Ableitung der Assimilate aus der Blattspreite. Zu solchen Versuchen wendete ich folgenden kleinen Apparat an, welcher mit entsprechenden Abänderungen

[1] W. Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze. Leipzig 1892, S. 123.

[2] J. Böhm, Ursache des Saftsteigens. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft, Bd. VII (1889), S. [55].

[3] Janse, Botan. Zeitung, 1885, S. 302.

[4] E. Strasburger, Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen. Jena 1891, S. 645 ff.

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

zu vielen anderen Experimenten in Verwendung kam. Ich nahm zwei etwa 5 *cm* lange abgesprengte Stücke eines 3 *cm* weiten Glasrohres und feilte an jedem einerseits mittelst einer runden Feile zwei diametral gegenüberliegende, halbkreisförmige Ausschnitte aus, deren Grösse dem Umfang der Blattstiele der Versuchspflanze angemessen war. Wurden beide Stücke Glasrohr nun entsprechend aufeinander gesetzt, so waren in dem vereinigten Rohr zwei kreisrunde, diametral gegenüberliegende Öffnungen ausgespart, welche der Dicke des Blattstieles entsprachen. Die Berührungsflächen wurden möglichst glatt passend abgeschliffen, und ich kittete nun den Blattstiel in die Glasröhre mit Porzellankitt sorgfältig luftdicht ein. Die beiden offenen Enden des Rohres wurden mit Stopfen verschlossen, welche in einer Bohrung ein winkelig gebogenes Glasrohr enthielten. Das weite Glasrohr, in dem der Blattstiel eingekittet war, stand vertical, in ein Stativ eingespannt; das untere Zuleitungsrohr wurde mit einem Kölbchen verbunden, in dem Wasser zum Sieden gebracht wurde; das obere Rohr diente zur Ableitung des Wasserdampfes.

Lässt man strömenden Wasserdampf durch den Apparat streichen, so ist das eingeschlossene Stück des Blattstieles nach wenigen Augenblicken schlaff, missfärbig und todt. Die Einwirkung des Dampfes geht nur wenige Millimeter über die eingeschlossene Blattstielstrecke beiderseits hinaus. Damit nun nicht etwa das Blatt durch sein Gewicht nach Schlaffwerden des Stieles herabfalle, muss man vor Beginn des Versuches beiderseits ausserhalb des Glasrohres um den Blattstiel feste Schienen aus Cartonpapier legen, welche auf Stativen befestigt sind und das Blatt auch nach Schlaffwerden des Stieles in der normalen Lage festhalten. Nach Abtödtung des Stieles nahm ich den Apparat ab und umhüllte die schlaffe Strecke locker mit nasser Baumwolle, um ein Austrocknen zu vermeiden. Als Beispiel diene folgender Versuch.

Versuchsobject ein fast ausgewachsenes Blatt einer kräftigen *Cucurbita*-Pflanze (Topfexemplar). Der Apparat wurde in der angegebenen Weise adjustirt. Beim Versuche befand sich die eingekittete Stielstrecke von 2·5 *cm* Länge 10 Minuten lang im strömenden Wasserdampf; sie war sofort schlaff und

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

todt. Sodann wurde das operirte Stück in nasse Watte gewickelt (10^h 15^m a. m.). Am folgenden Tage 5^h p. m. wurde die Pflanze mittelst Pappecylinder verdunkelt, nachdem ich mich überzeugt hatte, dass die sämmtlichen Blätter der Pflanze reichlich Stärke gebildet hatten. Die Witterung in der folgenden Nacht war warm und günstig. Am anderen Morgen 9^h ergab die Jodprobe, dass die nicht operirten Blätter vollkommen stärkeleer waren. Das operirte Blatt war von normalem Turgor und frisch. Alle, auch die feinsten Nerven wurden bei der Jodprobe tief schwarz, ebenso das Parenchym dunkelschwärzlich; lichtere Zonen nur hie und da zwischen schwarzen Parenchyminseln und Nerven.

Wenn wir in dieser Weise feststellen können, dass abgebrühte Blattstiele nicht mehr die Ableitung der Assimilate aus der Spreite gestatten, so ist durch diesen Modus der Abtödtung noch nicht jeder Einwand dagegen, dass lebende Elemente allein ableitend thätig sein können, ausgeschlossen. Besonders kann man einwenden, dass der geronnene Siebröhreninhalt ein mechanisches Hinderniss für die Passage der zu leitenden gelösten Substanzen abgebe. Das ist jedoch nicht möglich, wenn man eine Blattstielstrecke mittelst Chloroform tödtet; auch hier erzielt man den gleichen Effect einer Hemmung der Leitung der Assimilate.

B. Versuche mit Chloroformnarkose.

Der hiebei benützte Apparat war im Wesentlichen derselbe wie bei den vorhergehenden Versuchen und bestand ebenfalls aus zwei aufeinanderpassenden Stücken eines weiten Glasrohres, an welchen einerseits zwei diametral gegenüberliegende halbkreisförmige Ausschnitte eingefeilt worden waren, welche aufeinander gepasst zwei runde Löcher ergaben, mittelst deren der Stiel eines Blattes durch den Apparat hindurchgesteckt werden konnte. Der obere Theil wurde fest verkorkt, der untere ebenfalls, jedoch mit einem Stopfen, welcher eine Bohrung besass, durch welche ein U-förmig gebogenes Glasrohr hindurchgesteckt wurde.

Der untere Theil des Apparates wurde so an einem Stativ befestigt, dass der Blattstiel, ohne seine normale Stellung an der Pflanze zu verlieren, in die halbkreisförmigen Ausschnitte

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

hineinpasste. Hierauf wurde der obere Theil aufgesetzt und der Blattstiel sorgfältig mit Klebwachs eingekittet, sowie beide Glasröhren dicht aneinander gekittet. Nun wurde in das U-Rohr etwas Chloroform eingegossen und der in die freie Luft mündende Schenkel verschlossen.

Die eingeschlossene Blattstielstrecke befand sich nun unter der Einwirkung von Chloroformdämpfen, ohne mit der Flüssigkeit in Berührung zu kommen und starb bald ab. Um ein Herabsinken der Lamina zu verhüten, wurde ausserhalb des Apparates der Blattstiel durch Schienen gestützt.

Versuche an *Phascolus multiflorus* und *Cucurbita Pepo* zeigten, dass auch durch Chloroform getödtete Partien des Blattstieles leitungsunfähig geworden sind, und man kann daher schliessen, dass nur lebende Elemente die gelösten Assimilate weiterbefördern können.

Die Experimente an narkotisirten Blattstielstrecken hatten aber weiters die Aufgabe, zu untersuchen, wie sich bloss narkotisirte, nicht aber bleibend durch das Chloroform geschädigte Stiele verhalten, ob solche im Gegensatz zu den getödteten etwa im Stande sind, Assimilate fortzuleiten. Bei dergleichen Versuchen arbeitet man am besten mit wässeriger Chloroformlösung, 1 Theil concentrirtes Chloroformwasser auf 10 Theile, höchstens 5 Theile Wasser.

Der kleine Apparat wird zu Versuchen mit flüssigen Medien dahin abgeändert, dass er am unteren Boden mit undurchbohrtem Kork versehen wird, und in dem oberen Kork wird ein Glasrohr angebracht, welches zum Einfüllen der Lösung dient und nach dem Einfüllen mit einem Stopfen verschlossen wird. Um den Apparat wasserdicht zu machen, empfiehlt es sich, ausser dem Verstreichen der Fugen mit weichem Klebwachs mit einem Gemisch von 1 Theil Wachs und 2 Theilen Cacaobutter, welches durch leichtes Erwärmen flüssig wird und zu einer harten Masse in der Kälte erstarrt, zu dichten.

Der Blattstiel verbleibt während des ganzen Versuches, also mindestens 24 Stunden lang, in dem Chloroformwasser. Er darf nach Verlauf dieser Zeit nicht sein straffes, normal grünes Ansehen verloren haben. Um das Eindringen der Lösung

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

zu beschleunigen, kann man leichte längsverlaufende Einschnitte in der zu narkotisirenden Stielstrecke anbringen. Wie Controlversuche ergaben, alterirt dieser Eingriff die Ableitung der Assimilate nicht im mindesten.

Die Versuche hatten folgenden Verlauf. Am Morgen wurden die Pflanzen mit den Apparaten armirt und die Narkose eingeleitet. Sie standen im Gewächshaus, vor Wind geschützt, in nicht zu grellem Sonnenlichte. Von Anfang an wurde darauf gesehen, dass gleichalterige Controlblätter zur Verfügung standen, welche möglichst gleiche Beleuchtung erfuhren wie die operirten, und die dieselbe Stellung zum einfallenden Lichte hatten, wie die letzteren. Am Abend wurden Stücke aus der Lamina der operirten Blätter, sowie der Controlblätter der Jodprobe unterworfen. Beide erwiesen sich in gleichem Maasse stärkereich. Nun verdunkelte ich die Pflanzen, um am nächsten Morgen, da ich nicht bei Tagesanbruch im Juni an Ort und Stelle sein konnte, erst in den späteren Morgenstunden (7 bis 8 Uhr) die stattgefundene Entleerung der Spreiten prüfen zu können. Die Jodprobe ergab stets völlige Abwesenheit von Stärke in den Controlblättern und sehr unvollkommene Entleerung der Lamina der operirten Blätter. Nun nahm ich den Apparat von den narkotisirten Stielen ab und unterzog die Blattstielstrecke einer genauen Untersuchung bezüglich makroskopisch normalen Aussehens; ein oder das andere Exemplar wurde mikroskopisch untersucht, um die Abwesenheit pathologischer Veränderungen sicherzustellen. Die anderen Blätter wurden intact gelassen und weiter beobachtet. Die Jodprobe am zweitnächsten Morgen ergab ebenfalls noch keine normale Entleerung der Lamina. Erst nach drei Tagen hatte sich der normale Zustand wie vor der Narkose wieder hergestellt.

Die Pflanzen, mit denen ich in dieser Weise experimentirte, waren kräftige Topfexemplare von *Cucurbita Pepo* und *Phaseolus multiflorus*. Übrigens überzeugte ich mich davon, dass der Versuch auch im Freiland bei günstiger Witterung an *Vitis vinifera* ebenso gut und mit demselben Erfolge ausführbar ist.

Es ist dadurch nachgewiesen, dass bei der Fortleitung der Assimilate, wie sie aus den Blättern in den Stamm stattfindet, Vorgänge in Betracht kommen, welche durch Chloro-

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

formwirkung aufgehoben werden. Wenn die Elemente der transportirenden Gewebestränge narkotisirt sind, so sind sie nicht im Stande, ihre Function auszuführen. Es steht diese Lebenserscheinung ganz ähnlich still, wie es in demselben Fall mit der Plasmaströmung in Zellen geschieht, welche bekanntlich in chloroformhältiger Atmosphäre still steht und nach Entfernung des Chloroformdampfes ihre frühere Thätigkeit wieder aufnimmt.

C. Plasmolytische Versuche.

Es frägt sich weiter, ob etwa plasmolysirte Elemente im Stande sind, so wie normal bei der Translocation der Assimilate thätig zu sein. Meine diesbezüglichen Experimente setzen mich in die Lage, zu behaupten, dass plasmolysirte Zellen ebenso gut diese Function auszuüben vermögen, wie Zellen von normalem Turgor. Der benützte Apparat war derselbe, den ich bei den Versuchen mit Chloroformwasser angewendet hatte. Als plasmolysirende Lösung diente 5% Kalisalpeter.

Die Untersuchung von Querschnitten und Längsschnitten aus Blattstielen der untersuchten Pflanzen *(Cucurbita, Vitis* und *Phaseolus)* zeigte mir, dass in allen Elementen nach Einlegen der Schnitte in 5% Kalisalpeter binnen $^1/_2$ Stunde Plasmolyse eintrat. Wurde die Salpeterlösung durch Wasser ersetzt, so stellte sich binnen einer Stunde allenthalben der normale Turgor wieder her. Auch Blattstielstücke der erwähnten Versuchspflanzen, in 5% Salpeter eingelegt, zeigten in einer Stunde ein schlaffes welkes Aussehen, und alle Zellen erwiesen sich bei der mikroskopischen Untersuchung als plasmolysirt. In Wasser gewannen die Blattstiele rasch ihren früheren Turgor wieder. Wichtig ist, dass auch 24stündiges Liegen der Blattstiele in der Salpeterlösung es nicht verhinderte, dass dieselben durch 12stündiges Einlegen in Wasser wieder ganz straff und prall wurden und alle Zellen vollkommen gesundes Aussehen hatten.

Die Versuche hatten ganz ähnlichen Gang wie die Narkoseversuche. Sie wurden ebenso wie die letzteren an Topfculturen von *Phaseolus* und *Cucurbita*, sowie an Freilandpflanzen *(Vitis)* angestellt. Topfgewächse, die im Gewächshaus stehen, müssen behufs möglichst starker Bewurzelung und zur Erreichung

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

recht bedeutender Blattgrösse mit dem Topf in Erde vergraben werden. Am Morgen wurde der Versuch aufgestellt. Sorgfältige Auswahl von Controlblättern ist unerlässlich. Die Blattstiele der zu operirenden Blätter wurden in das Glasrohr eingespannt und eingedichtet. Unten war das Glasrohr verschlossen, der obere Kork war durchbohrt und mit einer zum Einfüllen der Salpeterlösung bestimmten dünneren Glasröhre versehen. Nun wurde die 5% Kalisalpeterlösung eingefüllt. Incisionen in das eingeschlossene Blattstielstück zu machen, empfiehlt sich nicht, weil die Salpeterlösung in die Gefässe eindringt und ein Welken der Spreite hervorrufen möchte. Welke Blätter aber speichern sehr mangelhaft oder gar nicht Stärke. Am Abend und am nächsten Morgen wurde die Jodprobe mit den operirten und den Controlblättern vorgenommen. Abends waren sämmtliche Blätter mit Stärke gefüllt. Obwohl nun die eingeschlossenen Strecken der Stiele der operirten Blätter in allen Theilen gänzlich plasmolysirt und schlaff waren, erwiesen sich dennoch am nächsten Morgen alle operirten Blätter stärkeleer, so wie normale Laubblätter. Die Plasmolyse der leitenden Gewebe stört demnach nicht im mindesten die Erfüllung ihrer Function; sie sind thätig, wie sonst.

Wendet man 10% statt 5% Salpeterlösung an, so ist der Erfolg nicht derselbe. Die operirten Blätter entleeren sich nicht mehr. Die Untersuchung der eingeschlossenen plasmolysirten Blattstielstrecke zeigt ohne weiteres, dass die Zellen daselbst abgetödtet sind, zum grössten Theile, und in Folge dessen ist diese Stielstrecke leitungsunfähig geworden.

Plasmolytische Versuche mit Traubenzuckerlösungen von entsprechend starken Concentrationen führten zu dem gleichen Ergebniss. Auch hier functionirten plasmolysirte, jedoch nicht in ihrem Leben geschädigte Blattstielstrecken geradeso wie normale.

D. Einwirkung von Kohlensäureatmosphäre.

Mit Hilfe des geschilderten Apparates untersuchte ich weiter, ob das Umgebensein mit einer Kohlensäureatmosphäre die leitenden Gewebe bezüglich ihrer Function beeinflusst Soweit sie nicht in ihrem Leben dauernd geschädigt werden,

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

ist keinerlei Einwirkung der Kohlensäure auf die Fortdauer der Ableitung der Assimilate zu constatiren gewesen. Die operirten Blätter entleerten sich ganz normal.

E. Wirkung des Zusammenhanges mit den Theilen der Pflanze auf die Entleerung der Laubblätter.

Der Zweck meiner diesbezüglichen Versuche war der, nachzusehen, inwiefern eine Abhängigkeit der nächtlichen Entleerung der Laubblätter an abgeschnittenen Stammstücken und Pflanzentheilen von der Länge des Stengelstückes, von der Anzahl der darauf befindlichen wachsenden Sprosstheilen und Blättern und von der Gegenwart eines Vegetationsgipfels und Wurzelsystems besteht. Dass es gleichgiltig ist, ob das untersuchte Laubblatt mit dem Wurzelsystem in Zusammenhang steht oder nicht, ferner ob es mit dem wachsenden Axenende in Verbindung ist oder nicht, lässt sich leicht feststellen. Ich schnitt verschiedene grossblätterige krautige Pflanzen derart zu, dass immer nur ein kräftig assimilirendes, vollkommen ausgebildetes Laubblatt, in der einen Reihe der Versuche an dem bewurzelten, sonst entblätterten Stamm stumpf, in der anderen Versuchsreihe mit dem abgeschnittenen, nach oben zu folgenden Theile der Hauptaxe, deren sonstige Blätter entfernt worden waren, in Verbindung stand. Solche Blätter entleeren sich ganz normal, als wenn sie an der unversehrten Pflanze stünden. Damit ist gezeigt, dass die Entleerung der Laubblätter weder ausschliesslich von der Möglichkeit, die Assimilate in die unterirdischen Theile der Pflanze zu befördern abhängt, noch von der Gegenwart lebhaft wachsender oberirdischer Axentheile.

Man kann durch Experimente an verschieden langen abgeschnittenen Stammstücken von *Vitis* oder *Begonia* darthun, dass einerseits das Vorhandensein von Vegetationspunkten an dem Zweig nicht zur nächtlichen Entleerung der Laubblätter nothwendig ist, anderseits dass die Möglichkeit einer Abfuhr der Assimilate aus der Lamina der Laubblätter an eine bestimmte minimale Länge des betreffenden Stammstückes gebunden ist.

Für *Vitis vinifera* fand ich, dass beblätterte einjährige Sprosse erst dann eben merkliche nächtliche Entleerung der

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

Blattspreiten zeigen, wenn ihre Länge 12 *cm* beträgt. An kürzeren Aststücken bleiben die Blätter unentleert, vollgepfropft mit Stärke, längere Aststücke als 12 *cm* entleeren bereits ihre Laubblätter regelmässig, so dass sich 40—50 *cm* lange Sprossstücke bereits wie Äste der unversehrten Pflanze verhalten.

Den angeführten Versuchen ist zu entnehmen, dass die Translocationsbewegung der Assimilate aus den Laubblättern jedenfalls nicht von der Gegenwart von Vegetationspunkten, den Stellen lebhaftesten Stoffumsatzes und intensivster Verbrennung des organischen Materiales im Athmungsprocesse abhängt. Auch Stammstücke, die vollkommen ihr Längenwachsthum abgeschlossen haben, nehmen die Assimilate aus den Laubblättern regelmässig auf, sobald nur ihre Länge hinreichend gross ist. Ich möchte daraus schliessen, dass der hauptsächlich massgebende Factor bei der Ableitung der Assimilate aus den Laubblättern nicht die Gegenwart von Orten lebhaften Verbrauches der producirten Substanzen, sondern das Vorhandensein einer ausreichend langen Strecke des Transportsweges ist. Natürlich tangirt dieses Ergebniss durchaus nicht die Richtigkeit der Anschauung, dass die Stätten lebhaften Verbrauches gleichsam als Attractionscentra für diese Substanzen thätig sind.

Mit dem Begriff »Attractionscentrum« hat die Mechanik des Transportvorganges nichts zu thun. Es ist vielmehr die Art und Weise, wie die Substanzen fortgeleitet werden, gänzlich unabhängig von der Intensität des Verbrauches derselben am Ende des Leitungsweges.

E. Einfluss der Schwerkraft auf die Ableitung der Assimilate aus den Laubblättern.

Die bisher anscheinend noch nicht untersuchte Frage, ob der Schwerkraft irgend eine Wirkung auf die Ableitung der Assimilate aus den Blättern zukommt, lässt sich dahin erledigen, dass ein solcher Einfluss nicht vorhanden zu sein scheint. Eine grosse Anzahl von Versuchen mit umgekehrten Pflanzen, bei denen also die Blattstiele mehr weniger steil nach abwärts sahen (geotropische Aufkrümmung wurde verhindert), ergab keinen Unterschied gegenüber normal aufrechten Individuen. Auch auf

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

dem Klinostaten befindliche Pflanzen zeigten keinerlei Differenzen gegenüber der normalen Lage.

Die Thatsache, dass bei zahlreichen Blättern die Stiele oft sehr steil geotropisch aufgerichtet sind, steht also wohl mit den Vorgängen der Ableitung ihrer Assimilate kaum in biologischem Zusammenhange, sondern es dürfte ausschliesslich eine Mitwirkung der geotropischen Reactionsfähigkeit zur Erreichung einer möglichst günstigen Lichtstellung hiebei in Betracht zu ziehen sein.

G. Discussion der Versuche.

Die zuerst mitgetheilten experimentellen Erfahrungen lehrten, dass mit dem Tode der leitenden Zellelemente ihre Fähigkeit, die Continuität der Weiterbeförderung der Assimilate zu erhalten, erlischt und dass todte Zellen in der Reihe der leitenden Elemente eine Hemmung für die Leitung der Assimilate abgeben. Die Sache liegt also hier wesentlich anders als bei der Wasserbewegung im Pflanzenkörper, welche durch lange Strecken abgetödteter Leitungsbahnen in völlig normaler Weise vor sich geht. Damit ist der Beweis erbracht, dass nicht etwa blosse Diffusion der transportirten Stoffe, ohne Mitwirkung des Apparates der lebenden Zelle, die Thätigkeit des lebenden Zellelementes ersetzen kann. Man hätte sich denken können, dass die jenseits der todten Strecke stromabwärts liegenden Zellen durch den fortdauernden Verbrauch der in den todten Zellen noch vorhandenen transportirten Assimilate den Strom der letzteren unterhalten, so dass aus den stromaufwärtsliegenden Elementen ein fortwährendes Nachströmen der geleiteten Stoffe erfolgt. Dies kann nun nicht der Fall sein, oder, wenn ähnliche Vorgänge auch stattfinden sollten, so können sie allein die Fortdauer einer normalen Ableitung der Assimilate nicht bewerkstelligen. Die Tödtungsversuche mittelst Chloroform lehrten uns, dass nicht etwa im todten Zellkörper durch die Art des Absterbens entstandene Niederschläge, Niederschlagsmembranen, die Ursache sind, wesshalb die getödteten Partien eine Hemmung in der Ableitung der Assimilate setzen. Übrigens erhellt aus bekannten Versuchen, dass bei Zellen, welche verschiedenartig getödtet wurden, stets eine viel hochgradigere

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

Permeabilität des Plasmaschlauches zu finden ist, als bei lebenden Zellen, so dass Stoffe, welche, wie Traubenzucker, Anthokyan, aus lebenden Zellen nie diffundiren, aus todten Zellen sofort austreten.

Von hoher Bedeutung ist das Ergebniss, dass narkotisirte, jedoch in ihrem Leben weiter nicht geschädigte Elemente leitungsunfähig gemacht sind. Es ist dadurch bewiesen, dass ganz andere als die bisher für die Fortbewegung der Assimilate in Betracht gezogenen Energiequellen beim Transporte der assimilirten Stoffe in Frage kommen. Meistens scheint man anzunehmen, dass der osmotische Druck, unter dem der Siebröhreninhalt nachweislich steht, ein ausschlaggebender Factor bei der Mechanik des Transportes ist (Lecomte,[1] Haberlandt[2]), ferner, dass der Druck, welchen die Nachbarelemente auf die leitenden Elemente durch ihren Turgor ausüben, wirksam sei, endlich dass Bewegungen der Pflanzentheile durch die damit verbundenen Biegungen und Zerrungen der Organe hilfreich beim Transport der Assimilate durch die Siebröhren eingreifen können. Trotzdem nun die Turgordruckverhältnisse in narkotisirten Blattstielpartien nicht alterirt sind, so ist doch ein solcher Abschnitt nicht mehr im Stande, beim Transport der assimilirten Stoffe mit thätig zu sein und es wird eine Unterbrechung in der Fortleitung hiedurch erzeugt. Plasmolytische Untersuchung der Siebröhren von *Cucurbita Pepo* erwies den Turgordruck normal und an narkotisirten Zellen ganz gleich mit 3·4% Kalisalpeter. Auch das Hervorquellen grosser Tropfen von Siebröhrensaft vermag man an den beiden Enden herausgeschnittener narcotisirter Blattstielstrecken ebensogut festzustellen, wie an frischen, normalen Organen.

Die Turgorverhältnisse sind also nachweisbar nicht anders geworden und die Ursache der Leitungsunfähigkeit muss auf einem anderen Gebiete als in einer Turgorverringerung der leitenden Elemente und ihrer Nachbargewebe gesucht werden. Damit stimmt auch der oben erwähnte Erfolg meiner Versuche

[1] H. Lecomte, Contribution à l'étude du Liber des Angiospermes. Ann. d. sc. nat. Sér. VII, Tom. X (1889), p. 303.

[2] G. Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie, 2. Aufl., Leipzig 1896, S. 290.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

mit Plasmolysirung einer Blattstielstrecke. Eine plasmolysirte Partie des Blattstieles erwies sich als ebenso leitungsfähig, wie ein normal turgescenter Stiel. Unter Ausschaltung des Turgordruckes findet also ein Weitertransport der Assimilate ebensogut in den leitenden Elementen statt, wie normal. Damit ist neuerdings erwiesen, dass die Vorgänge bei der Stoffleitung in den mit dieser Function betrauten Elementen von dem Turgor der Zellen unabhängig sind und dass keinesfalls ein Weitergepresstwerden des Inhaltes der leitenden Elemente durch den Turgordruck benachbarter Zellen als hauptsächliche Bewegungsursache hiebei in Betracht kommt.

Da demnach weder die nach bekannten physikalischen Gesetzen an nicht organisirten Körpern verlaufenden diosmotischen Vorgänge zwischen den Inhaltsflüssigkeiten der leitenden Zellelemente, noch eine passive Weiterförderung der transportirten Substanzen durch Druckwirkung benachbarter Elemente die Stoffleitung bewerkstelligen können, und anderseits getödtete Leitzellen functionsuntüchtig geworden sind, so liegt es nahe, die Haupttriebkraft in einer activen Thätigkeit des lebenden Protoplasmas der leitenden Zellelemente zu suchen und es erübrigt uns, die Modalitäten einer derartigen Thätigkeit zu erörtern.

Hier ist zum ersten zu entscheiden, ob mechanischen Bewegungsvorgängen im Protoplasma eine Rolle beim Transport der Assimilate zukommt. Gestützt auf eine grosse Reihe früherer und eigener ergänzender Beobachtungen über das allgemeine Vorkommen von Plasmaströmungen hatte De Vries[1] die Meinung vertreten, dass das Strömen des Protoplasma im Vereine mit der continuirlichen Verbindung der Zellen durch feine Plasmazüge, welche die Zellwand durchsetzen, die hauptsächliche bewegende Kraft für die Stoffwanderung liefere, und von späteren Autoren, welche sich de Vries anschlossen, ist besonders Kienitz-Gerloff[2] zu nennen. Unsere Versuche,

[1] H. de Vries, Über die Bedeutung der Circulation und der Rotation des Protoplasmas für den Stofftransport in der Pflanze. Bot. Zeitung, Bd. 43 (1885), S. 1.

[2] F. Kienitz-Gerloff, Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebselementen in den Pflanzen. Bot. Zeitung, Bd. 49 (1891), S. 1.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

welche ein Aufhören der Stoffwanderung nach Zwischenlegung einer Strecke aus narcotisirten Zellen erwiesen, würden a priori der Möglichkeit dieser Energiequelle nicht widersprechen. Die De Vries'sche Theorie der Stoffwanderung hat aber einerseits zur Voraussetzung, dass die Plasmaströmung thatsächlich überall in den leitenden Zellen vorkommt und eine normale, allgemeine Erscheinung ist, anderseits ist Voraussetzung (falls wirklich der Plasmaströmung die Hauptrolle als bewegende Kraft zukommt), dass die Plasmaströmung stets durch plasmatische Verbindungsbrücken sich von einer Zelle zur nächsten fortsetzt. Die erste Voraussetzung hat sich bereits durch die Untersuchungen von Pfeffer[1] und Hauptfleisch[2] als unrichtig herausgestellt. Besonders in den Siebröhren fehlt die Plasmaströmung gerade während der Periode der vollen Thätigkeit ganz. Sie ist zwar, wie verschiedene Beobachter (Strasburger,[3] Lecomte[4]) fanden, in jugendlichen Siebröhren stets vorhanden, sistirt aber in den erwachsenen Siebröhren vollständig. Lecomte gibt zwar an, dass in einzelnen Fällen auch da Plasmabewegung zu beobachten sei. Strasburger konnte jedoch diesen Befund nicht bestätigen,[5] und auch nach meinen Beobachtungen hört bei allen Pflanzen die Strömung im Siebröhrenprotoplasma auf, sobald der Kern verschwindet und im Wandbelag die glänzenden Schleimvacuolen entstehen.

Pfeffer's Einwände gegen die De Vries'sche Lehre bestehen daher auch für die Siebröhren voll zu Recht und es fehlt dieser Theorie die thatsächliche Grundlage eines allgemeinen Vorkommens von Plasmaströmung in leitend thätigen Zellen. Aber auch die zweite nothwendige Voraussetzung einer continuirlichen Verbindung der leitenden Elemente durch Plasmastränge, welche die Strömung weiterleiten könnten, vermochte ich nicht als stichhältig zu erkennen. Einmal ist die erwähnte

---

[1] W. Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze. Leipzig 1892, S. 270.

[2] P. Hauptfleisch, Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Bot. Bd. 24 (1892), S. 175—234.

[3] E. Strasburger, Leitungsbahnen (1891), S. 285.

[4] H. Lecomte, l. c. p. 285.

[5] L. c. S. 290.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

Voraussetzung unhaltbar, weil nicht alle Pflanzen Siebröhrenglieder besitzen, welche durch offene Tüpfel in Communication stehen. Die Untersuchungen von Janczewski,[1] Russow[2] und Strasburger[3] haben gezeigt, dass bei Pteridophyten und Gymnospermen die Schliesshäute der Siebporen zeitlebens erhalten bleiben und als äusserst dünne gequollene Membranen, welche als Knötchen in der Siebplatte erscheinen, die Siebröhrenglieder von einander trennen. Daraus erhellt, dass eine offene Communication der Plasmakörper der Siebröhrenglieder durch Verbindungsstränge keine nothwendige Bedingung zur ungestörten Function dieser Organe ist, obwohl sie eine entschieden raschere transportfördernde Einrichtung ist. Ich meine ferner, die Plasmaverbindungen seien als hauptsächlichster Factor bei der Stoffwanderung deswegen nicht in Anspruch zu nehmen, weil ihre Gegenwart bei den anatomisch deutlich gekennzeichneten Abflussbahnen aus den Siebröhren, den Geleitzellen und deren Vertreterinnen bei den Gymnospermen nicht sichergestellt werden kann. Dass zwischen Siebröhren und Geleitzellen Plasmaverbindungen bestehen, ist von mehreren Forschern (Terletzki,[4] Kienitz-Gerloff,[5] A. Fischer[6]) behauptet worden. Russow[7] konnte sich von deren Existenz nicht überzeugen, meint jedoch, dass gewiss die Tüpfel der Membran zwischen Siebröhre und Geleitzellen perforirte Schliesshäute besitzen. A. Fischer bemerkt übrigens, dass Fälle von sicheren Plasmaverbindungen zwischen Siebröhre und Geleit-

---

[1] E. v. Janczewski, Études comparées sur les tubes cribreux. Cherbourg 1881. (Aus: Mém. de la Soc. d. sc. nat. de Cherbourg. Vol. XXIII).

[2] Russow, Über den Bau und die Entwicklung der Siebröhren, Separatabdr. aus den Sitzungsber. der Dorpater Naturf.-Ges. 1882.

[3] E. Strasburger, l. c. S. 71.

[4] P. Terletzki, Anatomie der Vegetationsorgane von *Strythiopteris germanica* und *Pteris aquilina*. Pringsheim's Jahrbücher für wissensch. Bot. Bd. 15 (1884) S. 452—501. Auch Ber. der deutschen botan. Ges. 1884, Bd. II, S. 169.

[5] F. Kienitz-Gerloff, Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebselementen in den Pflanzen. Bot. Zeitung, Bd. 49 (1891), S. 1.

[6] A. Fischer, Neue Beiträge zur Kenntniss der Siebröhren. Sitzber. der kgl. sächs. Ges. der Wiss. zu Leipzig. Math.-nat. Cl., 1886, S. 327.

[7] E. Russow, Sitzungsber. der Dorpater Naturf.-Ges. September 1883.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

zelle in einer grossen Menge von Präparaten nur wenige Male ihm zur Beobachtung kamen. Diese thatsächlichen Befunde sind richtig. Ich benützte zum Aufsuchen der Plasmaverbindungen im Wesentlichen die von Russow angegebene Methode. Die Schnitte, aus frischem Material mittelst Mikrotom hergestellt, kamen zur Fixirung des Zellinhaltes auf wenige Minuten in verdünnte Jodjodkaliumlösung, dann in Schwefelsäure (1 Theil concentrirte Säure auf 1 Theil Wasser), darin wurden sie 1 bis $1^1/_2$ Minuten belassen, ferner mit Wasser gut ausgewaschen und 10 Minuten lang auf dem Objectträger ausgebreitet in concentrirter Anilinblaulösung gefärbt. Sie kamen nach Auswaschen des Farbstoffes mit Wasser und Alkohol, Entwässerung und Aufhellung mit Nelkenöl in Canadabalsam eingebettet zur Beobachtung. Die Zellwände sind dann mässig stark gequollen, die Plasmakörper tief dunkelblau und die feinsten Stränge sind tief gefärbt. Ich beobachte selbstverständlich mit Öl-Immersion. Die Cambiform- und Leptomparenchymzellen zeigen allenthalben die schönsten Plasmaverbindungen, ihre Plasmakörper erscheinen unregelmässig zackig contourirt und die Fortsätze stehen überall mit einander in Verbindung. Die Geleitzellen sind sehr ausgezeichnet durch die stabförmige, glattcontourirte Gestalt ihres Plasmakörpers, zeigen in der Regel nirgends Zäpfchen- oder Vorsprungsbildungen daran.

Deutlich ausgebildeten zackigen Contour des Plasmakörpers der Geleitzellen, und zwar sowohl auf der Siebröhrenseite, als auf der gegenüberliegenden Seite fand ich bei *Rosa canina* und stellenweise bei *Vitis vinifera*. Jedoch konnte ich nie eine Communication zwischen Plasmakörper der Geleitzellen und dem der Siebröhren constatiren. Man kann nur sagen, dass sich in diesen zwei Fällen Ausbuchtungen des Plasmakörpers in die Tüpfel der Trennungswand hinein erstrecken. Die plasmatischen Inhaltsmassen der Siebröhren sind häufig bedeckt mit Zäpfchen, so dass der Contour ziemlich regelmässig gezähnt ist.

Bei jugendlichen Siebröhren und Geleitzellen ist ein wesentlich anderes Bild zu constatiren. In der Nähe des Cambiums sieht man stets Siebröhreninhalt und Geleitzelleninhalt zackig contourirt, die Vorsprünge in Verbindung mit

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

solchen der Nachbarzellen. Es dürfte sich hier vielleicht um wirkliche Plasmaverbindungen handeln, wenn in meinen Präparaten keine Täuschung dadurch unterlief, dass die jugendlich zarten Membranen der jungen Siebelemente durch die Schwefelsäure doch so stark gequollen waren, dass die Füllungen der zarten Tüpfel mit wirklichen Plasmaverbindungen verwechselt werden konnten.[1]

Dieselben Befunde zeigten die jungen Siebröhren von Coniferen (Fichte und *Taxus baccata*). Hier ist ausserdem der interessante Befund zu verzeichnen, dass die protoplasmareichen Markstrahlzellen, welche von Strasburger[2] als Vertreterinnen der Geleitzellen bei den Angiospermen angesprochen worden sind, keine Plasmaverbindungen aufweisen und ganz analog den Geleitzellen einen ganz glatten Contour der Inhaltsmasse zeigen. Bei *Taxus* glaube ich an einzelnen Stellen jedoch Verbindungen zwischen Siebröhrenplasma und dem Protoplasma der Vertreterinnen der Geleitzellen gesehen zu haben.

Aus den angeführten Befunden (es kamen an 60 Pflanzenarten zur Untersuchung) geht hervor, dass man in der Regel keine Plasmaverbindungen zwischen Siebröhren und Geleitzellen, sowie zwischen Geleitzellen und Cambiform und Leptomparenchym inclusive Markstrahlzellen findet. Dies ist deswegen bedeutungsvoll, weil alle anatomischen Anzeichen darauf hindeuten, dass es gerade die Geleitzellen sind, welche den Stoffaustausch zwischen den zuführenden, respective ableitenden Siebröhren und dem Speichergewebe des Leptoms (Markstrahlen, verticale Parenchymstränge) vermitteln. In den meisten Fällen lässt sich sicherstellen, dass die Zellwand zwischen Siebröhre und Geleitzelle bedeutend dünner ist als die anderen Zellmembranen und dass regelmässig flache, grosse Tüpfel darin vorhanden sind, ein Verhalten, welches zuerst Wilhelm[3]

---

[1] Vergl. hiezu: A. Meyer, Ber. der deutschen bot. Gesellsch. Bd. 14 (1896), S. 154.

[2] E. Strasburger, Die Vertreterinnen der Geleitzellen im Siebtheil der Gymnospermen. Separatabdr. aus mathem. und naturwiss. Mitth. aus den Sitzb. der kgl. preuss. Akad. der Wiss. in Berlin. März 1890, S. 133—142.

[3] K. Wilhelm, Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates dicotyler Pflanzen. Leipzig 1880, S. 29.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

aufgefallen ist. Eine weitere Einrichtung ist die, dass die Berührungsfläche zwischen den Siebröhren und Geleitzellen als eine möglich grosse gewählt worden ist. Man kann endlich feststellen, dass die Geleitzellen stets an einer Stelle mit dem Speicherparenchym (Markstrahl oder verticaler Parenchymstrang) in Verbindung stehen, wie Lecomte[1] und Strasburger[2] zuerst bemerkten. Untereinander stehen die Geleitzellen, wenigstens auf längere Strecken hin, niemals in längsreihiger Verbindung. Wenn nun gerade im Verlaufe dieses anatomisch charakterisirten Weges der Stoffleitung die Plasmaverbindungen in den allermeisten Fällen gänzlich fehlen, so spricht dies nicht dafür, dass es ausschliesslich die Plasmaverbindungen sind, welche den Stofftransport von Zelle zu Zelle vermitteln.

Auf Grund der geschilderten Befunde möchte ich denn auch die von Kienitz-Gerloff besonders geäusserte Meinung, dahingehend, dass sich der Stoffaustausch durch die Plasmaverbindungen bewegt, abweisen, und damit auch die Anschauung, dass die Protoplasmaströmung das Movens bei der Stoffleitung abgibt. Es soll jedoch durchaus nicht bestritten werden, dass die Plasmaverbindungen, besonders dort, wo sie mächtig entwickelt sind, einen hervorragenden Einfluss in der Mechanik der Stoffbewegung besitzen.

Nachdem eine active Bewegungsthätigkeit des Protoplasma verbunden mit Ortsveränderungen von Plasmamassen für die Stoffleitung als hauptsächlich wirksamer Factor nicht in Frage kommen kann, muss die Rolle, welche dem lebenden Protoplasma nachweisbar allein beim Stoffaustausch zukommt, wesentlich anderer Art sein. Wenn ich auch nicht glaube, dass auf Grund unseres derzeitigen Wissens ein eindringendes Verständniss der Details dieser Vorgänge erreicht werden kann, so scheinen mir die allgemeinen Grundzüge durch eine Reihe physiologischer Erfahrungen bereits sichergestellt zu sein.

Ob wir es mit Siebröhren, oder ob wir es mit Parenchymzellen zu thun haben, im Wesentlichen handelt es sich beim

[1] H. Lecomte, l. c. S. 232.

[2] E. Strasburger, l. c. S. 223.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

Übertritt von Stoffen aus einer Zelle in die andere um dieselben Vorgänge. Unsere Versuche mit getödteten Blattstielpartien haben gezeigt, dass es sich gewiss nicht bei der Stoffleitung um eine, wie an leblosen Apparaten stattfindende Diffusion von Substanzen aus einer Zelle in die andere handelt. Die lange bekannte Thatsache, dass Traubenzucker aus lebenden Zellen nicht herausdiffundirt, zeigt uns ja dasselbe.

Für eine Substanz, welche wie der Traubenzucker im Stoffaustausch zwischen Gewebselementen eine so hervorragende Rolle spielt, ist das Protoplasma im lebenden intacten Zustand nicht permeabel. Das deutet schon darauf hin, dass es sich beim Fortleiten einer Substanz von Zelle zu Zelle nicht um blosse Diffusion durch Plasmaschlauch und Zellwand handeln kann, sondern dass hiebei das Protoplasma activ eingreift, die Substanz einerseits aufnimmt und chemisch bindet, anderseits wieder ausscheidet. Das Ausscheidungsproduct, durch die Zellwand hindurchdiffundirt, wird nun von der nächsten Zelle wieder aufgenommen und der Process wiederholt sich von Neuem. Ich möchte also daran festhalten, dass bei jedem Stoffleitungsprocess einerseits Bindung, anderseits Ausscheidung seitens des lebenden Protoplasmas der leitenden Elemente erfolgt. Daraus ergibt sich, dass der Vacuole der leitenden Elemente keine directe Bedeutung bezüglich der Stoffwanderung zukommt. Wohl aber dürfte dieselbe als Nahrungsvacuole, als Speicherorgan für das Protoplasma dienen. Wie wir sahen, wird der Vorgang der Stoffwanderung durch Chloroformnarkose der Zellen sistirt. Dies spricht nicht dafür, dass die Wirkung eines fermentativ wirksamen Körpers bei dem Process der Stoffaufnahme und Abgabe der leitenden Elemente als hauptsächlicher Factor betheiligt ist, weil auf derartige Reactionen Chloroform hemmend nicht einzuwirken pflegt.

Wie hervorgehoben, sind die Vorgänge der Stoffleitung für alle Pflanzenzellen wesentlich dieselben. Die leitenden Elemente, die als solche differenzirt sind, besitzen jedoch mehrfache fördernde Einrichtungen. Vor Allem ist dies die auffallende Längsstreckung der Elemente. Der grösste Nutzen dieser Einrichtung ist der, dass auf längere Strecken als sonst in der Richtung der Stoffleitung ein einziger Plasmakörper mit Vacuole

from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

vorhanden ist, in Dimensionen, welche sonst mehrere Zellen zusammen einnehmen. Es werden dadurch wiederholte Aufnahms- und Abgabeprocesse durch einen einzigen ersetzt und dadurch die bedeutend raschere Fortbewegung der zu leitenden Substanzen ermöglicht.

Dass die Zahl der zwischengelagerten Querwände vermindert wurde, ist wegen des äusserst geringen Widerstandes, den die Membranen dieser Zellen der Diffusionsbewegung entgegensetzen, nebensächlich. Ein weiterer unterstützender Factor in der Einrichtung der leitenden Elemente ist die Vergrösserung der Contactfläche aufeinanderfolgender Elemente durch steile Schräglage der Querwände. Dadurch wird selbstverständlich die Oberfläche, von der die abgegebenen Stoffe der einen Zelle der anderen Zelle zuströmen, und ebenso die Aufnahmsfläche so weit als möglich vergrössert. Bei den Siebröhren ist eine derartige Schrägstellung der Querwände zwischen den Siebröhrengliedern ein äusserst verbreitetes Vorkommniss. Hieher gehört ferner auch der eingekeilte Verband der langspindeligen Cambiformzellen. Auch diese Verbindungsweise spindelförmiger Zellen hat die Erreichung einer möglichst grossen Contactfläche zum Zwecke.

Die höchste Stufe der Vollendung erreichen die leitenden Elemente in der Ausbildung der Siebröhren bei den Angiospermen, woselbst durch die Durchbrechung der scheidenden Querwände und die Verbindung der Plasmakörper der einzelnen Glieder durch starke Plasmaröhrchen sämmtliche Plasmakörper einer Kette von Siebröhrengliedern vereinigt werden. Es sei auch noch der ansprechenden Vermuthung A. Meyer's[1] gedacht, dass die Tüpfelausfüllungen aus Protoplasma, wie sie sich bei den Holzmarkstrahlzellen finden, ebenfalls sehr zweckdienliche Einrichtungen zum Stoffaustausch mit den Nachbarzellen sind, indem sie die dünne Schliesshaut mit protoplasmatischen Saugfäden umspannen und ähnlich thätig sind, wie die Wurzelhaare an Erdbodenpartikeln.

Die Siebröhren besitzen, wie bekannt, noch eine andere Einrichtung, welche anderen leitenden Elementen fehlt, bei den

[1] A. Meyer, Bot. Zeitung. Bd. 54 (1896), I. Abth., S. 205.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

Siebröhren aber auch bei jenen der Gymnospermen und Pteridophyten vorhanden ist, nämlich die Fähigkeit, die einzelnen Glieder beim Einstellen der Thätigkeit im Spätherbst oder beim Übergang in den bleibend inactiven Zustand durch Callusmassen von einander abzuschliessen.

Wie von Strasburger dargelegt wurde, geht die Callusbildung von den protoplasmatischen Verbindungsbrücken der Siebröhrenglieder aus. Es darf wohl als sicherstehend gelten, dass der Callus keinen anderen Zweck hat, als die Siebröhren unwegsam zu machen, indem die Verbindungsbrücken hiedurch äusserst eingeengt werden.

Dass mittelbar die Geleitzellen bei der Stoffbewegung in den Siebröhren mitwirken müssen, ist leicht verständlich, indem dieselben als Absorptionsorgane fungirend durch fortwährende Aufnahme der zugeleiteten Substanzen aus den Siebröhren ein rascheres Zuströmen ermöglichen. Wenn auch im Allgemeinen der Satz, dass lebhafter Verbrauch von Nährstoffen ein lebhaftes Zuströmen dieser Substanzen nach dem Verbrauchsorte unterhält, richtig ist, so dürfen wir doch nicht vergessen, dass es keineswegs das Aufnehmen der zu verbrauchenden Substanzen seitens der verarbeitenden Zellen direct sein muss, welches das Nachströmen neuer Substanzmengen bewirkt. Es kommen gewiss auch indirect bewirkte, ausgelöste Vorgänge hiebei in Frage, wie z. B. Wirkungen auf die Eigenschaften und Thätigkeit der Plasmahaut der benachbarten Zellen. Diese Verhältnisse harren noch einer näheren Untersuchung.

III. Abschnitt.

Stoffleitung, Organbildung und Individualisirung.

Die Erscheinungen an geringelten Stecklingen haben wir im ersten Capitel dazu benützt, um an denselben ein Reagens für die Möglichkeit des Stattfindens von Stoffaustausch zwischen beiden Ringelstücken zu gewinnen. Es handelt sich uns nun weiter darum, den Connex zwischen Stoffaustausch und Organbildung an Stecklingen und anderen Pflanzentheilen näher zu

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

zergliedern. Dabei schliessen wir uns an die bekannten Untersuchungen Vöchting's[1] an, welcher sich von allen Forschern wohl am eingehendsten mit der Organbildung an Stecklingen befasst hat.

Uns handelt es sich aber darum, zu untersuchen, inwieweit eine Organbildung überhaupt an einem Pflanzentheil vom Stoffaustausch mit anderen Theilen desselben Pflanzenindividuums abhängt, gleichgiltig, ob nun Wurzeln oder Sprosse gebildet werden sollen. Indem es sich hiebei naturgemäss um eine Ergänzung des betreffenden Pflanzentheiles zu einem vollständigen Individuum handeln muss, so kommen wir zu den Fragen, unter welchen Bedingungen eine Abtrennung von vollständigen Pflanzenindividuen von einem Pflanzenstock stattfindet, was an einem Pflanzenstock überhaupt »Individuum« genannt werden muss, und wie weit die correlative Abhängigkeit der einzelnen Organe und zelligen Elemente einer Pflanze sich experimentell in ein Verhältniss der Unabhängigkeit umgestalten lässt.

Abgeschnittene Zweige von Holzpflanzen, »Stecklinge«, sind Pflanzentheile, welche vor dem Laubausbruch ihrer ganzen Länge nach physiologisch vollkommen homogenes Material darstellen. Sie sind deswegen für unsere Zwecke sehr werthvoll. Denn wenn sich Theile hievon zu selbständigen Individuen ausgestalten sollen, so müssen sich stets Wurzeln und Sprosse an denselben in gesetzmässiger Anordnung ausbilden. An Zweigen hingegen, welche noch im Verbande mit dem Stamme der Pflanze stehen, handelt es sich immer nur um Wurzelbildung bei der Ergänzung zum selbständigen Individuum, und es würde hier schwer halten, die Bedingungen zur Bildung von Wurzeln und die Modalitäten der Ausgestaltung zum selbständigen Individuum auseinanderzuhalten und ein Urtheil über die Bedingungen der Individualisirung dieses Theiles zu gewinnen.

Die an geringelten Stecklingen zu beobachtenden Erscheinungen sind kurz zusammengefasst folgende:

---

[1] H. Vöchting, Über Organbildung im Pflanzenreiche. I. Theil. Bonn 1878, S. 35 ff.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

1. Die durch eine vollständige Ringelwunde (die Breite derselben ist gleichgiltig) getrennten Theilstücke entwickeln Wurzeln und Sprosse und werden zu vollständigen, von einander unabhängigen Individuen. Die Länge der Theilstücke hat nur auf die Zahl und die Üppigkeit der ausgebildeten Organe Einfluss und ist für die Individualisirung der Abschnitte irrelevant.

2. Lässt man eine gerade Brücke aus Rinde von beliebiger Breite beide Ränder der Ringelwunde vereinigen, so entwickeln sich Wurzeln und Sprosse niemals in der geraden Fortsetzung der Ringelbrücke, während unterhalb und oberhalb der getrennten Wundrandstellen allenthalben in bekannter gesetzmässiger Weise sich Wurzeln, respective Sprosse ausbilden. Die Individualisirung der Theilstücke ist daher nicht auf der ganzen Peripherie derselben zur Entwicklung gekommen, sondern nimmt die Gegend der Rindenbrücke aus. Dieser alte Versuch ist sehr lehrreich. Er zeigt, dass die Ausbildung von Wurzeln am oberen Wundrand und Sprossen am unteren Theilstück direct ausgelöst ist durch die Unterbrechung des Stoffaustausches der Theilstücke. Es wird ferner dadurch dargethan, dass die Richtung des möglichen Stoffaustausches nur eine geradlinige sein kann, so dass die der Rindenbrücke benachbarten Stellen der Ringelwundränder nicht mehr durch die Brücke mit Stoffen aus dem anderen Theilstück des Stecklings versorgt werden können. Endlich geht daraus hervor, dass die Individualisirung von Theilstücken eines Pflanzenorgans keine total längs der ganzen Peripherie des Organs stattfindende sein muss, sondern dass z. B. eine Längshälfte eines Zweiges alle Eigenschaften eines selbständigen Individuums haben kann, während die andere Hälfte im Verbande des Pflanzenstockes steht.[1] Somit sind an dem Zweige die Gewebe nur insoweit im Verbande eines Individuums, als dieselben mit einander in Nährstoffaustausch stehen. Der geradlinigen Fortbewegung der Substanzen wegen, die in den Siebröhren geschieht, besteht eigentlich der Stamm oder ein Zweig einer Pflanze aus Längsstreifen, welche mit einander nur inso-

[1] Vergl. Vöchting, l. c. S. 39.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

weit im Individualverbande stehen, als zwischen ihnen auch seitlich gerichteter Stoffaustausch stattfindet.

3. Theilstücke geringelter Stecklinge, welche durch eine zweimal rechtwinkelig gebogene, in der Mitte mit einem horizontal verlaufenden Theil versehene Rindenbrücke verbunden sind, entwickeln am oberen Wundrand der Ringelung und an der Knickungsstelle des vertical herab verlaufenden Theiles der Rindenbrücke, dort wo derselbe in den horizontalen Theil übergeht, Wurzeln, und im unteren Theilstück allseitig Sprosse. Sie verhalten sich also im Allgemeinen so wie die Theilstücke vollständig geringelter Stecklinge. Es ist somit die winkelige Rindenbrücke in Bezug auf die Erhaltung der Individualität des ganzen Stecklings gänzlich unwirksam, und es ist ebenso, als ob die Ringelung eine vollständige wäre. Wir haben bereits gesehen, dass die Winkelbrücke die Stoffleitung aus dem oberen Theilstück in das untere und umgekehrt nicht gestattet. Es steht demnach auch hier die Individualisirung der Theilstücke im causalen Abhängigkeitsverhältnisse zum Aufhören des Stoffaustausches zwischen denselben.

4. Operirt man Stecklinge (am besten *Salix fragilis*) so, dass man den Holzkörper durchtrennt, ohne die Rinde an der betreffenden Stelle zu zerstören, so entwickeln die Zweige an der Operationsstelle keine Wurzeln und Sprosse. Es entstehen Wurzeln nur am basalen Theile des Stecklings und Sprosse am apicalen, ohne dass die Individualität des Zweiges getheilt wird. Die Operation lässt sich leicht ausführen, indem man an der gewählten Stelle 2—3 verticale Einschitte durch die Rinde bis auf das Holz macht, die Rinde behutsam vom Holz ablöst und nun mit starker Scheere das Holz isolirt durchtrennt. Der Stoffaustausch zwischen den Theilstücken kann durch die erhaltene Rinde ungestört vor sich gehen, und damit steht in Zusammenhang die Erhaltung der Einheit der Individualität des Zweiges. Selbstverständlich muss der Versuch im feuchten Raume gehalten werden, damit kein Vertrocknen der Rindenbrücke erfolgt.

Aus den angeführten Erfahrungen ergibt sich somit, dass eine ein Theilstück eines geringelten Stecklings zum selbstständigen Individuum ergänzende Organbildung nur dann

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

erfolgt, wenn der Stoffaustausch zwischen den Theilstücken unterbrochen ist. Die Wurzelbildung am oberen Rande einer Ringelwunde ist somit ausgelöst durch die Unterbrechung des Stoffaustausches mit den unterhalb der Wunde gelegenen Theilen des Zweiges. Wenn der Reiz des Aufhörens des Stoffaustausches zwischen den Theilstücken eine Organbildung bedingt, welche zur Ausgestaltung der Theilstücke zu selbstständigen Individuen führt, so haben wir es wieder mit einem selbstregulatorischen Vorgang zu thun, welcher zur Wiederherstellung des früheren Zustandes Anlass gibt. Es ist zu betonen, dass es sich nicht etwa um einen Reizvorgang handelt, der ausschliesslich in einer reactiven Wurzelbildung besteht. Dies zeigt ja die Sprossbildung am unteren Theilstück, welche nur bei vollkommener Sistirung des Stoffaustausches zwischen beiden Theilstücken eintritt, also ebenso gut wie die Wurzelbildung am oberen Ringelwundrand eine reactive Organbildung bedeutet. Die Reizreaction besteht somit nicht in der Ausbildung einer bestimmten Gattung von Organen, sondern in der Ergänzung der Theilstücke zu selbständigen Individuen durch das Auftreten der hiezu nothwendigen Organe.

An dieser Stelle ist auch zu behandeln die Physiologie jener Vorgänge, welche zur Bewurzelung von Zweigen, die noch in Zusammenhang mit dem Pflanzenstock sind, führen und in der gärtnerischen Praxis als Ablegerbildung seit altersher verwerthet werden. Führt man gut bewurzelte Stecklingstämme von *Salix fragilis* oder Stengel von *Phascolus multiflorus* durch die Bodenöffnung eines Gartengeschirres durch und befestigt das letztere so, dass die Mitte des Stammes der Versuchspflanze von dem Gartengeschirr umgeben wird und füllt das Geschirr mit feucht zu erhaltender Erde an, so entstehen binnen 2—3 Wochen unter günstigen Vegetationsbedingungen an der in Erde befindlichen Stelle zahlreiche Wurzeln. Ein ausgezeichnet günstiges Object sind Stecklinge von *Eupatorium adenophorum*, welche im Sommer binnen wenigen Tagen an jeder beliebigen Stammstelle, wenn man sie dort mit Erde umgibt, Wurzeln schlagen.

Die Versuche gelingen aber mit sehr zahlreichen Gartenpflanzen. Untersucht man die bewurzelte Stengelstrecke und

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

deren Nachbarschaft genau, so kann man in deren Geweben nicht die mindeste Veränderung gegenüber der Norm constatiren, abgesehen von einem durch das Zugrundegehen des Chlorophylls bedingten Verbleichen nach längerem Aufenthalt in Erde. Insbesonders sind im Leptom keine Veränderungen zu finden und auch keine Gefässveränderungen.

Von dieser Eigenschaft vieler Zweige, sich in der Continuität zu bewurzeln, macht man bekanntlich in der Gärtnerei öfters Gebrauch bei Pflanzen, deren Stecklinge sich schwer bewurzeln, z. B. bei Dracaenen. In den Tropen, z. B. in Ostindien, wird dieses Verfahren (nach mündlichen Mittheilungen Herrn Hofrath Wiesner's) viel ausgedehnter gehandhabt als bei uns. In der Natur ist die geschilderte Erscheinung hie und da zu beobachten. So spricht Magnus[1] von Fichten, deren unterste Zweige, dem Boden dicht aufliegend, sich bewurzelt hatten. Nach Schübeler[2] soll es besonders häufig bei *Picea nigra* sein.

Wenn krautige Pflanzen lange Stolonen treiben, welche am Ende Blattbüschel entwickeln und unter günstigen Bedingungen sich bewurzeln, so sind dabei verwandte Vorgänge im Spiel. Diese vegetative Propagation hat jedoch schon voraus, dass die Wurzelanlagen an den Blattbüscheln der Stolonen stets vorhanden sind und in Berührung mit dem Boden sich nur weiterentwickeln *(Ranunculus repens, Fragaria, Potentilla reptans).*

Man kann sich leicht überzeugen, dass auch kräftig eingewurzelte, noch in Zusammenhang mit der Mutterpflanze befindliche Zweige ihren Wasserbedarf nicht nur aus ihren neuen Wurzeln, sondern auch aus dem Wurzelsystem des Stammes decken. Wenn man Topfpflanzen zum Versuche nimmt, so kann man den Feuchtigkeitsgrad sowohl in dem Boden des Wurzelsystems des Stammes, als auch in der Erde variiren, welche zum Einwurzeln des betreffenden Zweiges dient. Man kann da sehen, dass ein Trockenwerden der Erde,

---

[1] P. Magnus, Botan. Zeitung (1874), Bd. 36, S. 669.

[2] Cit. bei Magnus.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

in der die ganze Pflanze wurzelt, ein Welkwerden auch des bewurzelten Zweiges verursacht.

Man kann auch die Erde, in der die Pflanze wurzelt, mit einer verdünnten Eisenvitriollösung begiessen und dem bewurzelten Zweig verdünnte Kaliumferrocyanatlösung darreichen. Es entsteht dann in den Gefässen des Zweiges allenthalben ein Niederschlag von Berlinerblau, zum Zeichen, dass das Wasser aus dem Wurzelsystem des Stammes auch in den selbständig bewurzelten Zweig aufgestiegen ist. Ein ähnlicher derartiger Versuch ist bereits von Schnürlen[1] unter Mohl's Leitung mit demselben Erfolg an eingewurzelten Stolonen von *Fragaria* angestellt worden.

Daraus ist zu schliessen, dass die Wurzelentwicklung in den beobachteten Fällen bei ungestörter Wasserzuleitung in den Zweig vor sich geht und von dem Wassertransport aus dem Stamme unabhängig ist. Es ist vielmehr die Wurzelbildung in diesen Fällen als ein Reizvorgang für sich, ohne ein Symptom von Individualisirung des Zweiges zu sein, aufzufassen. Die Pflanze antwortet auf die Verdunkelung und das Feuchthalten der in Erde eingehüllten Zweigstücke mit der Bildung von Wurzeln an diesen Stellen. Diese Wurzelbildung ist demnach eine ganz andere Erscheinung als wie das Auftreten von Wurzeln am oberen Wundrande der Ringelwunde eines Stecklings.

Die letztbesprochenen Erscheinungen liefern einen neuen Beweis zu dem oben ausgesprochenen Satz, dass Theile eines pflanzlichen Organismus sich nur dann zu selbständigen Individuen ausbilden, sobald der Stoffaustausch zwischen dem übrigen Pflanzenkörper und ihnen sistirt hat. Wenn also auch eine aus dem Ende eines Ausläufers hervorgegangene Erdbeerpflanze, sobald sie sich eben zu bewurzeln beginnt, noch nicht als selbständiges Individuum betrachtet werden kann, weil sie z. B. mit dem Welken und Tod der Mutterpflanze bei Austrocknung auch mit zu Grunde geht, so liegt gleichwohl in der

[1] G. Schnürlen, Untersuchungen über die Frage: In welchem Systeme des Holzes wird der rohe Nahrungssaft zu den Organen geleitet? Tübingen 1843 (Dissertation aus dem Mohl'schen Institute), S. 22 ff.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

erfolgenden Auswurzelung der Beginn des späteren Selbstständigwerdens. Die junge Pflanze deckt in dem Maasse, als ihre Laubblätter und Wurzeln in der Function erstarken, allmälig ihren eigenen Bedarf selbst, und es tritt diese eigene Production in wirksame Concurrenz mit den durch den Ausläufer zugeführten Producten der Mutterpflanze. Der Effect hievon ist, dass die Leitungswege im Ausläufer, je weniger ihre Thätigkeit in Anspruch genommen wird, regressive Veränderungen eingehen, die Gefässe bilden Verstopfungen aus, die Siebröhren Callusmassen, und schliesslich erlischt der Stoffaustausch in diesen Bahnen vollständig. Hier ist es auf diese Art die Concurrenz der Eigenproduction der Tochterpflanze mit der Zufuhr, in welcher erstere den Sieg davonträgt und zum Aufhören des Stoffaustausches mit der Mutterpflanze führt, womit die Bedingung der Erreichung selbständiger Existenz als selbständiges Individuum gegeben erscheint.

Wenn sich z. B. die Theilstücke eines geringelten Stecklings zu zwei selbständigen Individuen heranbilden, so ist dadurch bewiesen, dass in dem Zweig trotz der Arbeitstheilung in seinen lebenden Elementen potentiell in jedem Theil alle Fähigkeiten, welche der Pflanze als Ganzes zukommen, erhalten sind. Ich kann den Steckling durch Ringelung oder Scheidung von Längsstreifen so weit successive in selbständige Individuen theilen, bis der mit der Kleinheit der Theilstücke rasch zunehmende Mangel an verfügbarem Baumaterial zur Ausbildung der Organe und anderweitige traumatische Effecte dem Processe ein Ende machen.

Wenn man daher einen Steckling mit einem Magnet verglichen hat, welcher, in noch so kleine Theile getheilt, in jedem Theil dieselben Eigenschaften aufweist, wie sie der Magnet als Ganzes besessen hatte, so ist dieses Bild bis zu einem gewissen Grade nicht ohne Berechtigung gebraucht worden. Der Vergleich endet freilich damit, dass die theoretische Theilbarkeitsgrenze ein möglichst schmaler Sector einer möglichst dünnen Querscheibe des Zweiges ist, worin sämmtliche Gewebe des Stammes enthalten sind. Das kleinste Individuum, welches man aus dem Steckling herstellen kann, wird der Arbeits-

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

theilung der Gewebe wegen immer nur ein derartiger Sector sein und niemals eine Zelle, wie es bei einem Algenfaden, einem Moosblatt, der Fall ist.

IV. Abschnitt.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Durch Resection von Gewebslamellen aus Blattstielen, wobei die Continuität in der halben Querschnittsfläche unterbrochen wird, vermag man die Ableitung der assimilirten Kohlehydrate aus der entsprechenden Laminahälfte zu verhindern, vorausgesetzt, dass die Leitbündel aus der Spreite im Stiele getrennt, ohne Anastomosenstränge herablaufen. Es folgt daraus, dass die Leitungswege der Kohlehydrate hier nicht im Grundparenchym liegen können, weil sonst auch Quer- und Schrägleitung und damit Ausbleiben des thatsächlich eingetretenen Versuchserfolges hätte beobachtet werden müssen. Es müssen vielmehr die Leitungswege geradlinige Bahnen sein, und somit können nur die Leptomstränge des Blattstieles hiefür in Betracht gezogen werden.

2. Über das speciell leitend functionirende Gewebe für Kohlehydrate und stickstoffhältige Assimilate innerhalb des Leptoms geben geeignete Ringelungsversuche Aufschluss. Bringt man an einem Steckling oder einem Ast im Zusammenhang mit der Mutterpflanze eine unvollständige Ringelung so an, dass eine Rindenbrücke erhalten bleibt, die nicht geradlinig läuft, sondern zweimal rechtwinkelig geknickt ist und in der Mitte einen horizontalen Schenkel enthält, so ergibt sich ein Resultat, als ob die Ringelung eine vollständige wäre. An dem horizontalen Brückenaste entwickeln sich weder Callus noch Wurzeln, während gerade am unteren Rande des oberen verticalen Schenkels reichlich Callus- und Wurzelbildung auftritt. Eine Querleitung der organischen Baustoffe konnte demnach im Phloëm selbst wieder nicht oder nur in sehr beschränktem Maasse stattfinden. Es müssen somit im Phloëm selbst nur geradlinige Bahnen für diese Leitungsvorgänge präformirt sein, eine Rolle, welche ausschliesslich den Siebröhren

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

und Cambiformzellen für alle Stoffe zufallen muss. Die ersteren Elemente spielen wohl hiebei die Hauptrolle.

Ausser Stärke sind auch Zuckerarten im Siebröhreninhalt ein weitverbreitetes Vorkommniss.

Das Leptomparenchym ist das Speichergewebe des Leptoms. Am häufigsten lagert sich in dessen Zellen Stärke in grossen Quantitäten ab. Nicht selten ist jedoch ausserdem ein reichliches Vorkommen von Reserveproteïn zu beobachten.

3. Todte Leptomtheile sind zur Fortleitung der Assimilate nicht mehr befähigt. Ebenso kann man die Fortleitung durch Chloroformnarkose sistiren. Hingegen vermögen plasmolysirte Leptompartien ihre leitende Function ungestört auszuüben. Die normale Ableitung der Kohlehydrate aus Laubblättern ist weder von der Verbindung des Blattes mit den Sprossspitzen, noch von dem Zusammenhang mit dem Wurzelsystem abhängig. Bedingung ist nur das Vorhandensein einer ausreichend langen Strecke der Transportstrasse.

Diese Erfahrungen lehren, dass reine Diffusionsvorgänge ohne Thätigkeit des lebenden Plasmas, wie an organischen Systemen, die Stoffleitung auch auf ganz kurze Strecken nicht unterhalten können, ferner dass eine Turgorpressung der benachbarten Elemente als hauptsächliche Bewegungsursache für die Stoffleitung nicht in Frage kommen kann.

Diese Thätigkeit des lebenden Protoplasmas, welche die Stoffleitung bewerkstelligt, ist weder die Protoplasmaströmung, wie de Vries behauptet hatte, noch kommen hiebei die Plasmaverbindungen als wesentliches und unentbehrliches Moment in Betracht. Man kann sich die Stoffleitung nur an eine fortdauernde Aufnahme und Ausgabe der betreffenden Substanzen durch das Protoplasma der leitenden Elemente gebunden vorstellen, so dass das Protoplasma einer jeden Zelle die Stoffe aus der vorhergehenden Zelle aufnimmt, sie hernach wieder ausscheidet, worauf dieselben von dem Protoplasma der nächstfolgenden Zelle aufgenommen werden. Die continuirliche Communication des Protoplasmas der Siebröhrenglieder bei den Angiospermen muss diese Processe im höchsten Grade unterstützen.

d from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologi

4. Die Individualisirung einzelner Glieder eines Pflanzenstockes ist eine Reaction, ausgelöst durch das Aufhören des Stoffaustausches zwischen dem abzutrennenden Glied und dem Mutterstock.

Wohl zu unterscheiden von Individualisirung ist die reactive Wurzelbildung, die durch eine Reihe äusserer Factoren vielfach an Zweigen einer Pflanze willkürlich hervorgerufen werden kann.